N° D'ORDRE
23

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES
DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

PAR

Alexandre FARDY

LICENCIÉ ÈS SCIENCES
INGÉNIEUR AGRONOME DE L'UNIVERSITÉ DE SALONIQUE
DIPLÔMÉ D'ÉTUDES SUPÉRIEURES DE SCIENCES NATURELLES (BORDEAUX)

1re Thèse. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE ET GÉNÉTIQUE DU CROISEMENT INTERSPÉCIFIQUE *NICOTIANA TABACUM* L. (VAR. *PURPUREA*) × *N. SYLVESTRIS* SPEG ET COMES, ET DE SA DESCENDANCE.

2e Thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 Juillet 1941, devant la Commission d'Examen.

MM. P. DANGEARD *Président.*
L. GENEVOIS..
M. AVEL..... *Examinateurs.*
H. DEVAUX ...

BORDEAUX
IMPRIMERIE E. DROUILLARD
3, PLACE DE LA VICTOIRE, 3

1941

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41536526_0032

N° D'ORDRE
23

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES
DE L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

PAR

Alexandre FARDY

LICENCIÉ ÈS SCIENCES
INGÉNIEUR AGRONOME DE L'UNIVERSITÉ DE SALONIQUE
DIPLÔMÉ D'ÉTUDES SUPÉRIEURES DE SCIENCES NATURELLES (BORDEAUX)

1re Thèse. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE ET GÉNÉTIQUE DU CROISEMENT INTERSPÉCIFIQUE *NICOTIANA TABACUM* L. (VAR. *PURPUREA*) × *N. SYLVESTRIS* SPEG ET COMES, ET DE SA DESCENDANCE.

2e Thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 Juillet 1941, devant la Commission d'Examen.

MM. P. DANGEARD *Président.*
L. GENEVOIS.. }
M. AVEL..... } *Examinateurs.*
H. DEVAUX ... }

BORDEAUX
IMPRIMERIE E. DROUILLARD
3, PLACE DE LA VICTOIRE, 3

1941

UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

FACULTÉ DES SCIENCES

	MM.	
Doyen	MERCIER ...	Physique générale.
Doyens honoraires..	DUPONT	Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
	CHAINE	Anatomie comparée et embryogénie
	PICART	Astronomie.
Professeurs honoraires	BOUNHIOL.	
	DAURE	Recteur de l'Académie de Caen.
	DEVAUX.	
	DUPONT.	
	PICART.	
	CHAINE.	
Professeurs	TROUSSET ..	Mécanique rationnelle.
	MERCIER ...	Physique générale.
	FEYTAUD ...	Zoologie et physiologie animale.
	DAGUIN	Géologie et minéralogie.
	DANGEARD ..	Botanique.
	GENEVOIS ...	Physiologie végétale et chimie biologique.
	MILLOUX ...	Calcul infinitésimal et analyse supérieure.
	TRUCHET ...	Chimie organique.
	QUELET	Chimie minérale et chimie physique.
	BRUS	Chimie.
	BRELOT	Mathématiques générales.
	AVEL	Anatomie comparée et embryogénie
	KASTLER ...	Physique expérimentale.
Maîtres de conférences honoraires.	MANVILLE.	
	ARRIVAUT.	
Maîtres de conférences	GLANGEAUD .	Minéralogie.
	ROUSSET ...	Physique.
	DUFRÉNOY ..	Botanique.
	N...	Zoologie.
Secrétaire	ARTIGUELONG.	

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

A MON PÈRE

A MA MÈRE

A MES SŒURS

A MES PREMIERS MAITRES DE L'UNIVERSITÉ
DE SALONIQUE

A MADEMOISELLE A. DUSSEAU

ASSISTANT DE BOTANIQUE ET CHARGÉE DE COURS
A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

Respectueux hommage de profonde reconnaissance.

A MONSIEUR P. GISQUET

DIRECTEUR DE L'INSTITUT DES TABACS DE BERGERAC

Témoignage de gratitude.

ÉTUDE CYTOLOGIQUE ET GÉNÉTIQUE

DU

CROISEMENT INTERSPÉCIFIQUE

NICOTIANA TABACUM L. (var. *purpurea*)

× *N. SYLVESTRIS* SPEG et COMES

ET DE SA DESCENDANCE

PAR

Alexandre FARDY

SOMMAIRE

Avant-propos.

Introduction.

I. — Matériel et techniques.

II. — Etude caryologique comparée des parents *Nicotiana Tabacum* L. (var. *purpurea*) et *N. Sylvestris* Speg et Comes.

III. — Etude de la F_1 *N. Tabacum* × *N. Sylvestris*.

IV. — La ségrégation phénotypique et chromosomique en F_2.

V. — Etude cytologique de quelques hybrides en F_3.

VI. — Etude de quelques lignées stabilisées ou en voie de stabilisation.

VII. — Résumé et conclusions.

Index bibliographique.

AVANT-PROPOS

Au cours de notre stage à l'Institut Expérimental des Tabacs de Bergerac (Dordogne), nous avons eu l'occasion de suivre de près les expériences de génétique effectuées sous la direction de M. P. Gisquet, Directeur de cet établissement. Le chaleureux accueil qui nous y a été réservé nous a laissé un souvenir impérissable. Nous ne saurions jamais oublier les fructueuses leçons de son expérience que nous donnait journellement M. Gisquet, ainsi que les multiples conseils qu'il nous prodiguait sans cesse au cours de nos visites des plantations. Le Jardin Botanique de l'Institut est le produit remarquable d'un travail patient du Directeur, qui a pu y rassembler à l'état pur la majorité des espèces existantes du genre Nicotiana *et effectuer un grand nombre de croisements interspécifiques, dont celui que nous étudions. Qu'il nous soit permis de lui exprimer ici toute notre profonde gratitude et notre entier dévouement.*

M^lle^ A. Dusseau, chargée de cours à la Faculté des Sciences de Bordeaux, nous a suggéré le présent travail qui a été conduit sous sa bienveillante direction; au cours de nos recherches, sa sollicitude nous a été d'un grand secours; elle nous a constamment encouragé et a bien voulu nous permettre de continuer ce travail au Laboratoire de Botanique P. C. B. de la Faculté des Sciences de Bordeaux où toutes les facilités nous ont été accordées. Nous sommes particulièrement heureux de lui renouveler l'expression de notre sincère reconnaissance.

Nous adressons également nos plus vifs remerciements à M. le Professeur P. Dangeard, de la Faculté des Sciences de Bordeaux, qui a bien voulu accepter de présider notre jury et qui, en maintes occasions, nous a fourni de précieuses suggestions.

Nous ne saurions non plus oublier les multiples services que nous ont rendus, au cours de notre séjour en France, MM. A. Guillaumin et H. Humbert, professeurs au Muséum

National d'Histoire Naturelle de Paris, M. A. Eichhorn, maître de conférences à la Faculté des Sciences de Nancy, M. J. Dufrénoy, maître de conférences à la Faculté des Sciences de Bordeaux, et MM. J. Hamel, E. Benoist, H. Hitier et P. Quidet que nous remercions tous infiniment.

Ce travail a pu être mené à bien grâce à la générosité du Gouvernement français, le Ministère des Affaires Etrangères nous ayant fait l'honneur de nous accorder une bourse d'études annuelle, renouvelée par deux fois, en dépit des tragiques événements que nous avons traversés. Nous le prions de bien vouloir trouver ici l'expression de notre bien vive gratitude.

INTRODUCTION

La science cytologique a réalisé, durant ces vingt dernières années, d'énormes progrès, et de nombreux chercheurs ont judicieusement appliqué ses données à l'étude du genre *Nicotiana,* plus particulièrement dans le but de trouver l'origine de certaines espèces de ce genre, de mettre en évidence leur mode de filiation, d'expliquer les causes de fertilité ou de stérilité interspécifique, donc d'élucider un grand nombre de problèmes génétiques que l'on ne parvenait pas à trancher sans la contribution de la Cytologie. A cette œuvre constructive ont efficacement pris part toute une pléiade d'auteurs, la plupart américains.

Les travaux de Goodspeed (1923, 1933, 1934), de Goodspeed et Clausen (1927), de Clausen (1928, 1932), de Clausen et Mann (1924), de Clausen et Goodspeed (1928), de Chipman et Goodspeed (1927), de Brieger (1928, 1930) fournissent de nombreux détails sur les relations entre garnitures chromosomiques des différentes espèces du genre *Nicotiana* dont ils expliquent les affinités. La corrélation existant entre le nombre chromosomique et la distribution géographique des espèces, la nature amphidiploïde de *N. Tabacum* et le comportement de certains caractères morphologiques de cette espèce, en rapport avec celui de ses chromosomes, dans des croisements inter et intraspécifiques, ou encore après application des rayons X, font l'objet de remarquables recherches de Clausen et de Goodspeed.

Goodspeed, Clausen et Chipman (1926), Lammerts (1929, 1931), Goodspeed (1933), Kostoff et Radjably (1935), Kostoff (1939), entre autres, à l'aïde des données cytologiques, expliquent l'origine amphidiploïde de *N. Rustica.* L'obtention par croisement interspécifique de trois nouvelles espèces, *N. digluta* (Goodspeed et Clausen, 1928), *N. Diglutosa* (Goodspeed, 1933, Elvers, 1934) et *N. Disualovii* (Goodspeed, 1934),

met en relief l'importance de l'amphidiploïdie qui modifie essentiellement le cours de la méiose (autosyndèse des chromosomes par duplication de leur nombre), transformant ainsi les hybrides stériles en autant de formes nouvelles et fertiles. *N. alata* × *N. suaveolens* et *N. Sanderae* × *N. suaveolens* ont également été transformés en hybrides fertiles par dédoublement du nombre de leurs chromosomes (Kostoff, 1939).

Certaines espèces amphidiploïdes, par exemple *N. Rupa* et *N. Vaviloviana*, ne sont pas stables, elles donnent une descendance polymorphe; ici encore l'étude cytologique en donne l'explication (Kostoff, 1935).

Cette application des connaissances cytologiques dans le domaine des recherches génétiques devient de plus en plus vaste par suite des récentes découvertes de l'action des divers produits chimiques (colchicine, apiol, chloral, acénaphtène, etc.) sur le mode de division du noyau; l'homme est ainsi en train de provoquer des modifications essentielles dans le matériel héréditaire dont l'importance biologique, mise en évidence par le concours de la Cytologie, n'échappe à personne; pour ne parler que du genre *Nicotiana*, énumérons simplement les travaux de Greenleaf (1937), de Smith (1939), de Bartolucci (1939), de Noguti, Okuma et Oka (1939), de Warmke et Blakeslee (1939), qui donnent des résultats d'un grand intérêt sur la production expérimentale de la polyploïdie, et plus particulièrement de l'amphidiploïdie qui transforme ainsi de nombreux hybrides stériles en hybrides fertiles. On peut donc dire aujourd'hui qu'une nouvelle science est née, la *Cytogénétique*, et, comme l'a très justement remarqué Cuénot (1936), c'est elle « qui nous permettra de pénétrer profondément dans la connaissance de l'espèce » et d'expliquer par là différents problèmes de l'Evolution d'une importance pratique et théorique considérable.

Le croisement interspécifique *Nicotiana Tabacum* L. (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris* Speg et Comes, qui fait l'objet de cette étude, a attiré l'attention de nombreux cytogénétistes. Nous allons brièvement esquisser les résultats de leurs travaux afin de pouvoir mieux définir le but du présent travail.

Goodspeed (1923), puis Goodspeed et Clausen (1927) apportent les premières observations cytologiques sur ce croisement. Ces auteurs, après avoir constaté que les parents *N. Tabacum* et *N. Sylvestris* ont respectivement 24 et 12 chromosomes dans

leurs cellules réduites, signalent qu'en F_1 il se forme en première métaphase de maturation $12_{II} + 12_I$ chromosomes. Un an plus tard, Clausen et Goodspeed (1928) établissent que les douze bivalents rencontrés en F_1 sont le résultat d'une association d'un stock de douze chromosomes de *N. Tabacum* avec le stock de douze chromosomes de *N. Sylvestris* et qu'en outre *N. Tabacum* doit être considéré comme ayant une origine amphidiploïde, dérivant d'un dédoublement du nombre de chromosomes de la F_1 de *N. Tomentosa* (n = 12) × *N. Sylvestris* (n = 12). A l'appui de cette hypothèse ils fournissent les arguments suivants : en F_1 de *N. Tabacum* × *N. Sylvestris* et en F_1 de *N. Tabacum* × *N. Tomentosa,* on trouve $12_{II} + 12_I$ chromosomes en métaphase hétérotypique; en F_1 de *N. Tomentosa* × *N. Sylvestris* et chez la forme haploïde *N. Tabacum,* on trouve une asyndèse presque complète des chromosomes qui en M_I demeurent monovalents. Il y a lieu de penser par conséquent que 12 chromosomes de *N. Tabacum* homologues aux 12 chromosomes de *N. Sylvestris* s'associent en F_1 tandis que les 12 autres chromosomes de *Tabacum,* supposés d'origine *Tomentosa,* sont sans partenaires et demeurent monovalents. Les objections de Brieger (1928) et Kostoff (1930) amenèrent Clausen (1932) à admettre que les formes ancestrales composantes de l'espèce *N. Tabacum* seraient, d'une part *N. Sylvestris,* et de l'autre, une forme très rapprochée de *N. Tomentosa* ou de *N. Tomentosiformis,* ces deux dernières espèces étant très voisines.

Les travaux cités ci-dessus et ceux de Kostoff (1931, 1933) se limitent à l'étude de la F_1 de ce croisement, car ces auteurs prétendent que cet hybride est auto-stérile et qu'il ne donne de descendants que lorsqu'il est recroisé par un des parents.

Webber (1930) a cependant signalé la présence en F_1 d'un pied très fertile qui différait légèrement par ses caractères morphologiques des autres pieds et qui lui donna des descendants. La constitution chromosomique de cet hybride fertile (2 n = 60) lui fait supposer qu'il dérive de la fusion d'un gamète femelle diploïde de *N. Tabacum* avec un gamète mâle haploïde de *N. Sylvestris* (48 + 12 = 60), il s'agit par conséquent d'un cas anormal, les pieds normaux de la F_1 avec 2 n = 36 chromosomes (24 + 12) étant considérés comme stériles par cet auteur.

En 1921, P. Gisquet effectuait le même croisement et, dans une note publiée en 1924, signalait l'obtention, par autofécon-

dation de l'hybride, de quelques bonnes graines qui lui donnèrent des descendants. Le résultat obtenu par P. Gisquet suscite un intérêt d'autant plus grand qu'aucun des expérimentateurs que nous venons de citer n'a pu arriver à avoir une descendance directe de ce croisement. P. Gisquet, A. Dusseau et H. Hitier (1939) font ressortir l'importance génétique de ce croisement qui a pu leur donner plus d'une lignée stable formant des variétés nouvelles aujourd'hui en culture à l'Institut des Tabacs de Bergerac.

Les recherches que nous avons entreprises sur les conseils de M^lle^ Dusseau et de M. Gisquet furent donc dirigées dans le but d'examiner, de contrôler et d'expliquer l'ensemble des particularités cytologiques que manifestent les parents, la F_1 et les divers hybrides issus de ce croisement au cours des générations successives, afin d'établir une concordance éventuelle entre les phénomènes caryologiques et les phénomènes génétiques, c'est-à-dire un parallélisme entre le comportement méiotique des chromosomes, leurs relations synaptiques, leur mode de distribution chez les gamètes d'une part, et le degré de fertilité et le comportement phénotypique des hybrides obtenus de l'autre.

Le travail qui suit porte tout d'abord sur l'étude du caryotype des parents; en F_1 nous abordons l'ensemble de la méiose qui fut à notre avis incomplètement exposée jusqu'à présent. En F_2 et F_3 seront examinés successivement le comportement phénotypique et méiotique de différents types, la plupart choisis comme porte-graines des générations futures. Parmi les nombreuses lignées cultivées à l'Institut Expérimental de Bergerac, nous avons choisi celles qui présentent un intérêt génétique particulier en tant que nouvelles variétés; la description de leurs particularités morphologiques sera suivie de l'étude de leur comportement méiotique. Un dernier chapitre interprétera et résumera les résultats obtenus.

Il convient d'ajouter qu'au cours de nos recherches, nous avons fait un large emploi de différentes méthodes de fixation et coloration, espérant trouver, dans la diversité des techniques cytologiques modernes, des facilités d'observation nous permettant de pousser plus avant nos investigations.

I. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES

A. — *MATÉRIEL*

Le matériel étudié comporte les espèces parentales *N. Tabacum* L. var. *purpurea* Anast. et *N. Sylvestris* Speg et Comes, la F_1 du croisement de ces deux espèces utilisées, la première comme géniteur femelle, la seconde comme géniteur mâle, et les descendances F_2, F_3..., F_n issues de la F_1 par auto-fécondation sans que l'on ait recours au recroisement (back-cross) par une des formes parentales. Ce croisement ayant été effectué pour la première fois en 1921 par M. Gisquet, il en est résulté de nombreuses lignées qui, plus ou moins stabilisées, extériorisent chacune un ensemble de caractères nouveaux; aujourd'hui, la plupart sont en culture à l'Institut des Tabacs de Bergerac où elles sont enregistrées dans le livre généalogique sous un numéro matricule; parmi elles nous avons étudié les lignées B 4-28, F_9, F_{10}, F_{11}, F_{13}, F_{14}; B 35-32, F_9, F_{10}; A 26-26, F_7; A 24-19, F_{13}; A 24-21, F_{12} et B 4-33, F_{11}, F_{12}, F_{13}.

L'étude cytogénétique d'un croisement, pour donner des résultats précis, suppose avant tout l'identification de l'origine et la détermination parfaite des parents utilisés. Ce contrôle a pu être effectué grâce à l'envoi par Clausen de spécimens en provenance du Jardin Botanique de l'Université de Californie. D'autre part, afin de mettre plus clairement en évidence les relations phylogénétiques et taxinomiques aussi bien des espèces étudiées que des hybrides obtenus, il nous paraît nécessaire de noter les modifications essentielles apportées à la classification selon Don du genre *Nicotiana* et à celle du sous-genre *Tabacum* selon Comes.

G. Don divisa en 1838 le genre *Nicotiana* en quatre sections, *Tabacum, Rustica, Petunioides* et *Polydiclia.*

Classification du genre NICOTIANA

Genre *Nicotiana*	Capsules à deux valves	*N. Tabacum*.....	Fleur généralement rose, rouge ou pourpre.
		N. Rustica.....	Fleur jaune.
		N. Petunioides...	Fleur généralement blanche, rose, rouge, violette.
	Capsules à plus de deux valves	*N. Polydiclia*.....	Fleur blanche.

Cette classification, telle quelle, fut acceptée par Dunal (1852) et Comes (1899) ; par contre, East (1912) et Setchell (1912) lui apportèrent quelques modifications. Ces deux auteurs, en effet, furent amenés à abandonner la section *Polydiclia,* car l'espèce *N. quadrivalvis* Pursh et sa variété *multivalvis* Gray qui la représentent ne seraient que des variétés de *N. Bigelovii* Watson, qui appartient à la section *Petunioides*. Le nombre chromosomique de ces espèces est le même, le croisement entre elles s'effectue aisément et elles ne diffèrent que par le nombre de loges de la capsule.

Dans une étude plus récente, East (1928) conclut que la section *Petunioides* ne se justifie pas du point de vue génétique et que *N. Sylvestris,* espèce du groupe *Petunioides,* doit être placée plutôt dans le groupe *Tabacum*.

En ce qui concerne la classification du sous-genre *Tabacum* (espèce linnéenne), Comes (1899, 1905) ayant pris en considération la variation de la couleur et de la taille des fleurs, de la forme et du nombre des feuilles, a admis l'existence de six formes de *Nicotiana Tabacum,* à savoir : *N. fructicosa* Hook, *N. lancifolia* (W.) Comes, *N. brasiliensis* Comes, *N. virginica* (Agdh.) Comes, *N. havanensis* (Lag.) Comes, *N. macrophylla* Schrank. Cette classification fut critiquée par Anastasia (1907) qui réduisit de six à quatre le nombre des variétés : *N. havanensis, N. brasiliensis, N. virginica* (subdivisé par Comes en *virginica* proprement dit et en *lancifolia*) et *N. purpurea* (formant pour Comes deux variétés distinctes : *macrophylla* et *fructicosa*). Cet auteur exclut donc deux variétés de la classification de Comes : *N. fructicosa* et *N. lancifolia,* et substitue à *N. macrophylla, N. purpurea.*

Le parent *N. Tabacum* L. employé dans le croisement étudié est une variété *purpurea* Anast. dont voici les principaux caractères (pl. II *b*, III *a*, IV *b*) : plante à tige d'épaisseur presque égale de la base au sommet, avec les feuilles disposées horizontalement sur la tige.

La feuille est pétiolée, mais le pétiole n'est pas nu, il est toujours accompagné d'une aile peu développée, crispée et s'élargissant sur la tige où elle est de chaque côté inégalement décurrente.

Les deux moitiés du limbe partent souvent à des hauteurs différentes sur le pétiole. Le contour des feuilles est sinueux.

Le contour de la plante est cylindrique, toutes les feuilles ayant à peu près le même développement.

Les entrenœuds vont en diminuant à mesure que l'on s'élève sur la tige et, au sommet, les feuilles sont très rapprochées.

La couleur des feuilles est vert d'algue avec tendance au jaune.

La fleur est à tube renflé, de couleur blanc sale à la base, elle se colore graduellement en pourpre, à mesure qu'on s'élève sur la corolle. Elle est plutôt courte et rectiligne et se termine par une gorge très gonflée. La corolle de couleur pourpre intense se termine par des lobes en forme de triangle. Intérieurement, alternée aux lobes et contournant l'ourlet de la gorge, se trouve une étoile blanche qui forme contraste avec le pourpre de la corolle. Les étamines dépassent la corolle. Les fleurs sont abondamment couvertes de poils. Le calice s'élève environ à la moitié de la corolle, il est ventru et n'adhère jamais au tube ni à la capsule; il présente une gorge à la soudure des sépales qui sont longs et aigus.

L'inflorescence est de faible développement, rétractée, comme aplatie, ses rameaux formant une véritable cyme dont les fleurs se dirigent vers le sol.

Les capsules sont grosses, ovoïdes.

La graine est de couleur noisette, à lignes brillantes.

Le parent *N. Sylvestris* Speg et Comes qui appartient à la section *Petunioides* se caractérise ainsi (pl. II *a*, *b*, III *b*, IV *b*) :

Tige de faible hauteur (1 m. 50-1 m. 70), cylindro-conique.

Feuilles peu nombreuses. Entre-nœuds longs dans le haut de la tige, très courts à la base où les feuilles demeurent

longtemps en rosette, la tige ne s'allongeant que tardivement. Feuillage de couleur vert jaunâtre.

Feuilles insérées à angle aigu; dressées et arquées vers la tige, ovales, allongées, presque sessiles, à décurrence marquée. Limbe lisse. Nervation peu ouverte; nervures claires, blanchâtres, formant un réseau assez saillant à la face intérieure.

Floraison plutôt tardive.

Fleurs très longues, fines, penchées vers le sol et odorantes. La corolle de couleur blanc pur (blanc jaunâtre avant épanouissement) est étoilée, finement nervée.

L'ouverture est nettement polygonale.

Les étamines peu dépassantes sont à filets fins, d'un blanc hyalin, et lanugineuses à la base.

Les anthères sont allongées, fines, vert jaunâtre, glabres, à sommet nettement mucroné. Leur déhiscence est postérieure à l'ouverture de la corolle.

Calice court, renflé, côtelé, vert jaunâtre, à dents courtes adhérentes à la corolle.

Capsule petite, ovoïde, rétrécie au tiers supérieur et à sommet arrondi; sèche, elle est profondément déhiscente en deux valves à sommet partagé.

Graines petites.

B. — *TECHNIQUES*

La mitose somatique fut étudiée dans des méristèmes radiculaires prélevés sur de jeunes plantules à l'époque du repiquage. Pour l'étude de la méiose nous avons opéré uniquement sur des cellules-mères des grains de pollen. Toutes nos plantes étaient cultivées en plein air.

a) RACINES

Fixation. — Deux liquides fixateurs ont été utilisés :

Liquide de HELLY : à 9 cm³ d'une solution comprenant :

Eau distillée	100	cm³
Bichromate de K	2,5	gr.
Chlorure mercurique	5	gr.

on ajoute au moment de l'emploi :

Formol à 30 p. 100	1	cm³

Liquide de Nawashin : au moment de l'emploi on mélange :

Acide chromique à 1 p. 100	10 cm³
Formol à 40 p. 100	4 cm³
Acide acétique cristallisable	1 cm³

Le séjour des racines dans le fixateur de Helly est de huit à douze heures, dans celui de Nawashin de vingt-quatre heures.

Le Helly semble donner d'excellents résultats pour l'étude de la structure et de l'évolution du noyau; étant dépourvu d'acide, il est spécialement recommandé lorsqu'on veut appliquer la réaction de Feulgen. Le Nawashin donne des résultats plus satisfaisants pour le comptage des chromosomes et l'étude de leur morphologie en métaphase.

Lavage. Déshydratation. Inclusion. Collage. Coloration. — Le lavage à l'eau courante dure environ vingt-quatre heures et la déshydratation se fait progressivement en passant par la série d'alcools (50°, 75°, 95° et 100°), puis alcool + xylol et xylol. Les coupes de 5 à 6 μ sont collées avec de l'eau albuminée et colorées à l'hématoxyline ferrique suivant la méthode habituelle, ou traitées par la réaction de Feulgen et surcolorées généralement par le vert-lumière à 1 p. 100.

Méthode Feulgen. — La méthode Feulgen actuellement très répandue en technique cytologique est d'une utilité incontestable; si, comme l'ont à juste titre remarqué Eichhorn et Franquet (1934), elle présente certains inconvénients pour les chromosomes des racines (chromosomes épaissis, agglomérés, etc.), on ne peut lui contester sa valeur pour mettre en évidence certains rapports entre nucléole et chromatine et pour faciliter l'étude du comportement méiotique des chromosomes à condensation très forte (chromosomes ronds et petits d'*Atropa Baetica*, de *N. Sylvestris*, de *N. Tabacum*). Pour les racines nous avons appliqué cette réaction uniquement après le Helly, pour les fleurs elle peut être indifféremment employée après le Helly, le Nawashin ou l'alcool acétique.

On sait que cette méthode, qui est une réaction microchimique, consiste à hydrolyser l'acide thymonucléique et à mettre en évidence les groupements aldéhydiques qui sont alors colorés par le réactif de Schiff (fuschine basique décolorée par SO_2). Les chromosomes prennent ainsi une teinte rouge violacé.

Les coupes, déparaffinées et lavées, sont passées par l'acide chlorhydrique normal froid, puis plongées dans une solution

normale d'HCl à 60° où on les laisse pendant un temps variable suivant la nature du fixateur employé : huit minutes après le Helly, dix-huit minutes après le Nawashin, six minutes après l'alcool acétique. Le temps d'hydrolyse ne doit pas excéder huit minutes pour les fixateurs dépourvus d'acide chromique (Bauer 1932, Hillary 1939).

Après nouveau passage dans la solution de HCl/N froid, on laisse séjourner les coupes dans le réactif de Schiff pendant trois heures. Après coloration, les lames sont lavées à l'eau sulfureuse, déshydratées et montées au baume.

Les coupes de racines ont été surcolorées au vert lumière : à leur sortie de l'eau sulfureuse, les lames sont lavées et plongées pendant une minute dans une solution aqueuse de vert lumière à 1 p. 100, puis de nouveau lavées, déshydratées et montées comme d'habitude.

Pour préparer le réactif de Schiff, on fait dissoudre, en agitant bien, 1 gr. de fuschine basique diamant Grübler, réduite en poudre, dans 200 cm^3 d'eau bouillante. On laisse refroidir à 50°, on filtre dans un récipient contenant 20 cm^3 d'HCl/N; on refroidit jusqu'à 25° et on ajoute 1 gr. de bisulfite de soude. Si la liqueur n'est pas suffisamment décolorée après quarante-huit heures, on réchauffe à 40° et on ajoute à nouveau 1-2 gr. de bisulfite de soude; la décoloration de la liqueur est certaine (teinte jaune paille). Ce dernier procédé, appliqué chaque fois que la liqueur reprenait une teinte rose (par suite de l'évaporation du SO_2), nous a permis de la conserver très longtemps avec toutes ses propriétés électives intactes. Le flacon doit être bien bouché, gardé au frais et mis à l'obscurité.

b) Fleurs

La question de la fixation des fleurs est beaucoup plus délicate. Il faut tout d'abord avoir soin de prélever le matériel en pleine période de floraison (juillet-août) par un temps calme, car une époque plus avancée dans la saison, caractérisée par une série de perturbations atmosphériques, entrave le cours normal de la méiose et rend très difficile toute observation de la réduction chromatique. En second lieu, le choix d'un fixateur approprié pour l'étude d'un stade déterminé s'impose. Le Helly, par exemple, nous a donné des résultats défectueux pour l'étude du comportement des chromosomes méiotiques; de pénétration très lente, il donne généralement

un aspect empâté aux chromosomes disposés en plaque; par contre, il pourrait servir à l'étude des tout premiers stades de la prophase ou des premières et secondes télophases. Le Nawashin donne incontestablement des résultats meilleurs.

L'alcool acétique (3 parties d'alcool absolu + 1 partie d'acide acétique) nous a donné des résultats appréciables. L'emploi de ce dernier fixateur nous a rendu de grands services par sa valeur pratique : il permet, en effet, de fixer rapidement une grande quantité de matériel qui, après un court lavage dans l'alcool à 70° ou à 80°, peut être conservé pendant longtemps dans celui-ci, dans des tubes bien clos à la paraffine. Ainsi conservées, les fleurs peuvent être examinées ultérieurement (six mois, un ou deux ans plus tard) par la méthode des « smears » permanents ou non permanents (avec macération préalable dans l'acide acétique à 45 p. 100) ou servir à la confection de coupes (procédé des blocs en paraffine) après déshydratation complète et inclusion. Après ce fixateur, nous avons employé avec succès la coloration au violet de gentiane ou le traitement Feulgen.

Nous avons également essayé comme fixateur le liquide de Bouin-Maire qui nous a donné des résultats médiocres. Préparé à l'avance, ce fixateur a pour formule :

Formol à 35 p. 100	120 cm³
Eau distillée	80 cm³
Acide acétique	20 cm³
Acide picrique à saturation.	

Les diverses manipulations (déshydratation, inclusion, coloration) exigent certaines précautions pour le cas des fleurs : le lavage doit être plus long, le séjour dans l'alcool à 100°, l'alcool + xylol et le xylol également plus prolongé et le bain de paraffine (changé deux fois) doit durer vingt-quatre heures au minimum. Les coupes sont faites à 10 μ, déparaffinées elles peuvent être colorées à l'hématoxyline, au violet de gentiane ou traitées par la réaction nucléale de Feulgen. Pour le cas des fleurs fixées à l'alcool acétique, les coupes immergées dans du violet de gentiane (à 1 p. 100) pendant dix minutes doivent être bien lavées et bien regressées (surtout dans l'alcool) afin de chasser du cytoplasme tout excès du colorant.

Toutes nos préparations ont été montées au baume du Canada.

Méthode des « smears » (étalement d'anthères). — Cette méthode offre surtout des avantages pratiques; elle consiste à étaler le contenu des sacs polliniques sur une lame avec une goutte d'acéto-carmin ferrique (de Belling). L'observation, qui s'effectue rapidement, permet de choisir le stade désiré; pour cela, il suffit d'examiner une étamine et de fixer les quatre autres dans le liquide fixateur. Des comptages de chromosomes sont souvent faits à l'aide de cette technique; les photographies que nous reproduisons (pl. I *a*, *b*, *c* et *d*) sont des « smears » qui semblent rivaliser en netteté avec nos préparations permanentes. Les préparations ainsi faites ne sont pas durables. L'usage de l'acéto-carmin gélatiné permet de les conserver un certain temps (quinze-trente jours) à condition d'enlever après l'étalement des étamines les débris d'anthères et de chasser les bulles d'air, les lames étant ensuite chauffées, couvertes d'une lamelle et séchées.

La Cour (1937), Darlington (1938), Badhuri (1939) ont introduit une nouvelle technique de « smears » permanents aussi bien pour des racines que pour des fleurs. Nous l'avons simplement essayée sur des étamines fixées à l'alcool acétique et conservées dans l'alcool à 70°. La coloration obtenue (violet de gentiane ou Feulgen) ne semble pas égaler encore celle de nos coupes faites par le procédé ordinaire d'inclusion, mais nos premiers résultats nous encouragent à persévérer dans nos essais. Nous ne pourrions faire la critique de cette technique qu'après l'avoir essayée aussi sur du matériel frais.

Voici les principales manipulations de cette méthode employée sur des fleurs fixées à l'alcool acétique.

1° A leur sortie de l'alcool à 70°, les fleurs sont lavées, puis hydrolysées dans HCl/N pendant six minutes.

2° Séjour dans la fuschine : trois heures. Lavage à l'eau sulfureuse.

3° Macération dans l'acide acétique à 45 p. 100. Etalement.

4° Chauffage intermittent.

5° Immersion horizontale de la lame dans un mélange à parties égales : acide acétique + xylol + alcool 100° pendant cinq-dix minutes; enlever par un geste adroit la lamelle et laisser lame et lamelles dans ce même mélange pendant dix minutes.

6° Passer dans un mélange 1 xylol + 1 alcool absolu (changer deux fois).

7° Xylol; montage au baume.

II. — ÉTUDE CARYOLOGIQUE COMPARÉE DES PARENTS *N. TABACUM* ET *N. SYLVESTRIS*

A. — *LE NOYAU SOMATIQUE*

Nous avons déjà donné dans une note préliminaire (Fardy, 1941) les résultats de nos observations sur les noyaux somatiques de ces deux espèces; nous y revenons pour ajouter au bref résumé de ces résultats une description complémentaire avec quelques figures.

Divers auteurs ont contribué à l'étude de leurs chromosomes métaphasiques. C'est en particulier M. L. Ruttle qui donne les premiers renseignements précis sur *N. Tabacum* (2 n = 48) en décelant la présence des chromosomes satellitifères qui passèrent inaperçus pour ses prédécesseurs Christoff (1925) et Rybin (1927). Les chromosomes de *N. Tabacum*, d'après ce même auteur, n'offrent aucun élément constant qui nous permettrait de les repérer et de les classer en groupes distincts comme chez *N. alata* (Ruttle, 1927); leur taille et leur forme varient suivant leur localisation dans la racine, ceux de l'extrémité de la racine sont, par exemple, plus raccourcis et moins courbés que ceux situés dans la partie supérieure; les satellites, au nombre de un ou deux dans la forme haploïde, deviennent souvent indistincts d'une plaque à l'autre et le type diploïde ne présente pas les nombres deux ou quatre que l'on aurait pu s'attendre à trouver.

En ce qui concerne *N. Sylvestris*, en raison du nombre inférieur de chromosomes (2 n = 24), des résultats plus heureux ont pu être obtenus. Webber (1930) classe les chromosomes de cette espèce en trois groupes suivant la position de leur constriction (terminale, subterminale, médiane); les satellites ne peuvent être décelés que dans le cas où les sat-chromosomes se trouvent situés vers la périphérie de la plaque, les chromosomes disposés au centre étant généralement très enchevêtrés.

Kostoff (1934) et Goodspeed (1934) tracent également l'idiogramme de cette espèce, mais ce n'est que dans un travail récent de Goodspeed et Avery (1939) que nous trouvons des

indications plus complètes. Ces derniers, tout en reconnaissant les difficultés d'un repérage des chromosomes dans les méristèmes radiculaires, arrivent cependant à figurer la morphologie des douze chromosomes de la garniture haploïde dans les premières mitoses des microspores, et établissent, en outre, que certains de ceux-ci, plus spécialement ceux porteurs de satellites, possèdent le long de leurs chromonemata des « corps pycnotiques » au niveau desquels s'effectue, à la télophase, la transformation de la substance matriciale en substance nucléolaire. Ces corps sont désignés sous le nom de « corps organisateurs du nucléole ».

Nous-même, par l'étude du caryotype somatique de ces deux espèces, avons cherché à procéder au repérage individuel des chromosomes de chaque parent et, partant de là, à les reconnaître individuellement dans les mitoses de la F_1 ou à suivre leurs modifications éventuelles à travers les différentes générations. Malheureusement, un tel examen ne nous a pas fourni de résultats positifs, notre matériel étant loin de rivaliser avec celui des *Crepis* (M. Navashin, 1927, 1934) ou des *Iris* (M. Simonet, 1932, 1934) ; non seulement les complexes somatiques se présentent sous un aspect différent d'une racine à l'autre (suivant leur âge), mais encore d'une coupe à l'autre (suivant le niveau de la section) et, dans une même coupe, d'une cellule à l'autre (suivant la topographie de celle-ci) ; les chromosomes satellitifères deviennent eux-mêmes indistincts d'une métaphase à l'autre. Bien que nos observations ne nous aient pas apporté à ce point de vue d'éléments nouveaux pour l'étude cytogénétique du croisement, elles nous ont toutefois donné l'occasion d'étudier la structure et le mode d'évolution des noyaux somatiques et de mettre en évidence certains rapports entre nucléole et chromosomes satellitifères, détails négligés ou incomplètement exposés par les auteurs précités.

N. Tabacum L. var. purpurea (Anast.)

Le noyau interphasique est du type « chromocentrique » où les nombreuses granulations chromatiques de taille et forme variables, éparpillées dans toute l'aire nucléaire, semblent reliées par un fin réseau oligochromatique après coloration à l'hématoxyline. La réaction nucléale de Feulgen, qui colore en rouge-violacé les chromocentres, accentue l'aspect du réseau (coloré en rose pâle) et décèle la présence de nombreux

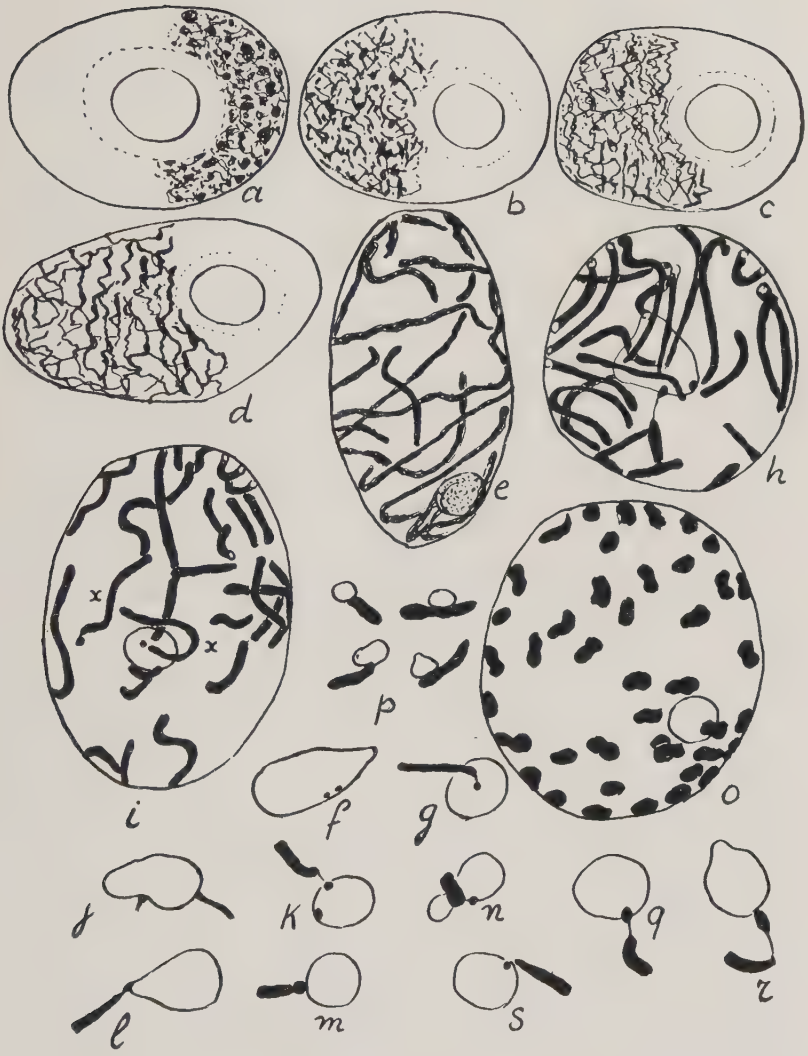


Fig. 1. — Noyaux somatiques de *Nicotiana Tabacum* L. (var. *purpurea*) et *N. Sylvestris*. — *a, b, c, d, e, h, i,* méristèmes radiculaires de *N. Tabacum*. — *o,* prophase avancée d'une cellule tapétale de *N. Tabacum*. — *f, g, j, k, l, q, r, s,* figures montrant les relations entre satellites et nucléoles chez *N. Tabacum* *(f, g, k, l)* et chez *N. Sylvestris* *(q, r, s)* au stade prophasique. — *p,* chromosomes d'une cellule tapétale de *N. Tabacum* en contact avec de petits nucléoles (prophase).

autres granules invisibles auparavant (fig. 1 *a*) (1). La nature du fixateur employé joue un rôle important quant à la mise en évidence plus ou moins nette du réseau. Celui-ci, dans les préparations fixées au Helly et colorées à l'hématoxyline, est à peine visible, de sorte que le noyau paraît à première vue fortement granuleux; le Nawashin, au contraire, le fait apparaître d'une façon plus claire. Ce dernier fixateur contenant une certaine proportion d'acide acétique aurait pu être supposé avoir provoqué l'image artificielle du réseau par coagulation du suc nucléaire; mais une telle supposition est à exclure, car le contrôle Helly-Feulgen vient confirmer l'existence réelle du réseau. Tout récemment, P. Dangeard (1941), étudiant l'action des fixateurs sur les noyaux euchromocentriques, a démontré que ceux-ci sont apparemment « homogènes » pour des raisons optiques; leur structure réticulée, mise en évidence par l'action de l'eau acétique à 1 p. 100 sur des noyaux de Courge, disparaissant après lavage, l'idée d'une précipitation est donc à exclure puisque celle-ci devrait être irréversible.

La structure du noyau interphasique diffère de celle des noyaux au repos rencontrés, par exemple, dans les parties supérieures de la racine. Dans ces derniers, nous avons trouvé de gros chromocentres qui semblent être un agglomérat de chromatine, et un réseau nettement plus visible. Dans les organes floraux (pétales, sépales, etc.), au stade de leur croissance active (les cellules mères se trouvant à cette période au stade pachytène), les noyaux très riches en chromatine ont une structure réticulo-granuleuse; à une époque plus avancée (correspondant au stade des tétrades des cellules-mères des grains de pollen), leur chromatine s'agglomère sous forme d'empâtements grossiers (chromocentres volumineux) reliés par un réseau. La structure du noyau doit donc être en rapport étroit avec son activité cinétique et physiologique. Cette différenciation des noyaux est signalée par P. Dangeard (1937) chez *Lathraea Clandestina* où l'auteur constate une grande variation du nombre et de la grosseur des chromocentres suivant qu'il s'agit de noyaux méristématiques, de noyaux de cellules glandulaires ou des noyaux du tapis. Ces différences avaient amené cet auteur à penser « que la chromatine des chromocentres dans les cellules tapétales est une chromatine spéciale, dégénérée, à rôle exclusivement sécrétoire » et d'autre

(1) Toutes les figures sont au grossissement approximatif de 2.500 diamètres.

part que « la chromatine invisible ou peu visible est la substance importante dans l'hérédité ». Notons que depuis la mise en évidence par Heitz (1929) de deux sortes de chromatine : l'hétérochromatine (chromophile) et l'euchromatine (peu chromophile), de nombreux auteurs, notamment Heitz (1935), Prokofieva (1937), Kostoff (1938, 1939), Kostoff et Arutiunian (1938) et Geitler (1939), ont noté que l'hétérochromatine est génétiquement inerte et l'euchromatine, au contraire, riche en gènes; s'il en était ainsi, les parties restant chromatiques (chromocentres), au stade de repos, seraient assimilables à de l'hétérochromatine (Geitler, 1938), ce qui nous amène à penser que chez les noyaux définitivement au repos, les chromocentres sont plus gros par suite d'une dégénérescence possible de certains gènes avec transformation consécutive de l'euchromatine en hétérochromatine qui, par suite de ses propriétés adhésives, a tendance à s'agglomérer.

L'entrée du noyau en prophase montre une sorte d'orientation de cet ensemble constitué par les chromocentres, granules et réseau, et ce dernier semble se découper en un certain nombre de filaments hétéropycnotiques (fig. 1 *b*, *c* et *d*). Le nucléole, après réaction Feulgen vert-lumière, se colore en vert et ne présente apparemment aucune adhérence chromatinienne. Par la suite, les portions oligochromatiques se chromatinisent et l'ensemble du filament prend un contour régulier (fig. 1 *e*) et une coloration uniforme, ce qui nous amène à la mi-prophase. A ce dernier stade, le nucléole porte souvent une ou deux granulations dont nous avons décrit l'évolution et que nous avons considérées comme étant des satellites. Nous reproduisons seulement certaines figures (fig. 1 *f*, *g*, *h*, *i*, *j*, *k*, *l*, *m* et *n*) qui montrent les relations entre ces granules et les chromosomes. La figure 1 *f*, par exemple, présente deux minuscules grains chromatiques fixés sur le nucléole et sans liaison apparente avec les chromosomes avoisinants. Dans la figure 1 *h*, un des granules est relié à son chromosome par un fin filament, l'autre demeurant encore sans liaison visible avec le chromosome correspondant.

Au fur et à mesure que la prophase évolue, les filaments chromosomiques se condensent et se raccourcissent. En figure 1 *i*, nous avons une fin de prophase; un des chromosomes satellitifères (marqué X) paraît s'être écarté du nucléole qui a diminué de taille, tandis que l'autre est au voisinage immédiat de son satellite encore adhérent au nucléole. Il

convient de remarquer que ces grains, minuscules au début, peuvent par la suite augmenter sensiblement leur taille.

En métaphase, les quarante-huit chromosomes en forme d'U, de V, de J ou droits, s'enchevêtrent souvent; quelques-uns sont clivés ou courbés, ne montrant pas clairement leurs particularités morphologiques, encore moins leurs satellites qui, dans certains cas, sont complètement indistincts. Toutefois, les sat-chromosomes ont pu être identifiés et semblent appartenir à la catégorie des chromosomes longs, à constriction subterminale. Notons également que dans les cellules tapétales où la division est active, les chromosomes sont fortement condensés (fig. 1 *o*) et les satellites grossis sont reliés à leurs chromosomes par un filament très court donnant l'apparence d'une seconde constriction (fig. 1 *m*).

En télophase, l'observation devient difficile; la déchromatinisation partielle des chromosomes s'accompagne de l'apparition d'éléments nucléolaires à leur niveau; ces éléments confluent pour former des masses au voisinage ou peut-être au contact des sat-chromosomes qui semblent les regrouper, car il se forme ainsi généralement deux nucléoles correspondant à leur nombre. Ces nucléoles s'associent vers la fin de la télophase pour donner un nucléole unique. Des exceptions peuvent également être signalées et seraient dues, si l'on adopte l'opinion de Mc Clintock (1934), au fonctionnement déficient des sat-chromosomes; par exemple, dans certaines télophases des cellules du tapis, il n'y a pas confluence des masses nucléolaires; il en résulte qu'au début de la prophase, chaque chromosome adhère à un petit nucléole qui en télophase précédente avait pris naissance à son contact. Dans la figure 1 *p*, nous avons reproduit séparément les divers chromosomes d'une prophase, en contact avec un micronucléole.

N. Sylvestris Speg et Comes

La structure du noyau interphasique est comparable à celle de *N. Tabacum :* la chromatine est dispersée sous forme de granulations chromocentriques différentes par leur taille. En prophase on trouve les mêmes particularités : une substance oligochromatique se présente sous forme de fins filaments à contours imprécis prolongeant ou reliant les granulations chromocentriques, puis les portions oligochromatiques se chromatinisent et le filament chromosomique devient holo-

chromatique. On rencontre également des granulations chromatiniennes, fixées sur le nucléole, qui se mettent en rapport avec les chromosomes (fig. 1 *q*, *r* et *s*).

En métaphase, les vingt-quatre chromosomes se disposent régulièrement en plaque, ils sont pour la plupart clivés et entrelacés dans la partie centrale de la plaque. Bien qu'ils affectent les mêmes formes que ceux de *N. Tabacum* (en V, en U, en J ou droits), ils sont légèrement plus gros par suite de leur clivage plus avancé. Les chromosomes à satellites (une paire) sont à constriction submédiane.

De nombreux auteurs ont déjà signalé des rapports entre grains ou corpuscules chromatiniens et nucléole; les uns, comme P. Dangeard (1934, 1937, 1938), Gavaudan (1936, 1937), Gavaudan et Pelletier (1936), signalent simplement la présence sur le nucléole d'adhérences, de granulations, de corpuscules ou de protubérances Feulgen-positifs sur toute une série de plantes. D'autres, considérant les granulations fixées sur le nucléole comme étant des satellites, étudient leur devenir et précisent leurs rapports avec les chromosomes d'une part et le nucléole de l'autre. Notons parmi eux Senjaninova (1926), Heitz (1931), Smith (1933), Dobzhansky (1934), Mc Clintock (1934), Gates (1938), Yu-Chih-Chen (1938), Bhatia (1938), Geitler (1938), Kaufmann (1938) et Fernandès (1936, 1939), qui fournissent tous des précisions tellement concordantes qu'on ne saurait plus mettre en doute l'existence réelle de ces rapports.

En ce qui concerne le cas examiné, nous avions établi, dans une note précédant ce travail, que les granulations chromatiques visibles sur le nucléole vers la mi-prophase sont les satellites, lesquels semblent reliés avec leurs chromosomes correspondants par un fin filament, invisible aux premiers stades, n'acquérant sa chromaticité qu'ultérieurement. Ces satellites sont euchromatiques (suivant l'expression de Heitz, 1929), durant les transformations télophasiques ils perdent leur chromaticité, restant accolés au nucléole.

B. — *LA MÉIOSE*

Plusieurs auteurs ont eu l'occasion d'étudier la méiose de ces deux espèces, fréquemment employées dans des croisements interspécifiques, mais peu se sont soucié de l'évolution entière de leurs noyaux à partir des premiers stades propha-

siques, sans doute parce que la complexité des phénomènes observables à ces stades rend très difficile toute interprétation. Pour *N. Tabacum* L. (var. *purpurea*), par exemple, nous n'avons que la note de Chipman et Goodspeed (1927) qui nous fournit quelques détails explicites sur l'évolution comparée des noyaux prophasiques des formes diploïdes et haploïdes.

D'autres auteurs ne font qu'une brève allusion à certains stades (zygotène et pachytène) ; ainsi Olmo (1934) décrit le mode de synapsis des filaments chromosomiques au stade zygotène chez une forme triploïde de *N. Tabacum;* Lammerts (1934) étudie la prophase des types haploïdes de *N. Tabacum* où il trouve une association de filaments non homologues; Goodspeed et Avery (1939) font brièvement appel à la prophase de *N. Sylvestris* pour montrer les rapports entre chromosomes à satellites et nucléole; Northen (1937) donne également quelques figures de la prophase de *N. Sylvestris* dont les noyaux étaient soumis à l'action d'une force centrifuge. En présence de données aussi incomplètes sur l'ensemble de l'évolution méiotique, nous avons jugé nécessaire de revoir tous ces stades aussi bien chez les parents qu'en F_1, sans sous-estimer toutefois les multiples difficultés d'observation, accentuées par l'abondance du matériel chromatique contenu dans les cellules-mères des grains de pollen.

Prophase de N. Tabacum L. (var. purpurea)

Les cellules-mères des grains de pollen à un stade très jeune sont à contour polygonal; la chromatine de leur noyau se présente sous forme d'un réticulum enchevêtré et serré par endroits, des gonflements chromatiques se rencontrent çà et là sur le réseau ou sur les points d'insertion des mailles. A ce stade on rencontre généralement un ou deux nucléoles au milieu du complexe filamenteux, ce qui nous empêche de discerner tout contact réel de la substance chromatique avec la substance nucléolaire (fig. 2 *a*). A partir de ce stade, une série de modifications rapides transforme le réseau hétéropycnotique en un filament grêle *(leptonema)* qui se résorbe en une masse pelotonnée inextricable entourant le nucléole unique et, généralement, se déplace vers la périphérie; cette sorte de ramassement du peloton caractérise la « *synizesis* » (fig. 2 *b*). Malgré nos observations attentives, nous ne sommes pas parvenu à établir l'existence, durant ce stade, de filaments à

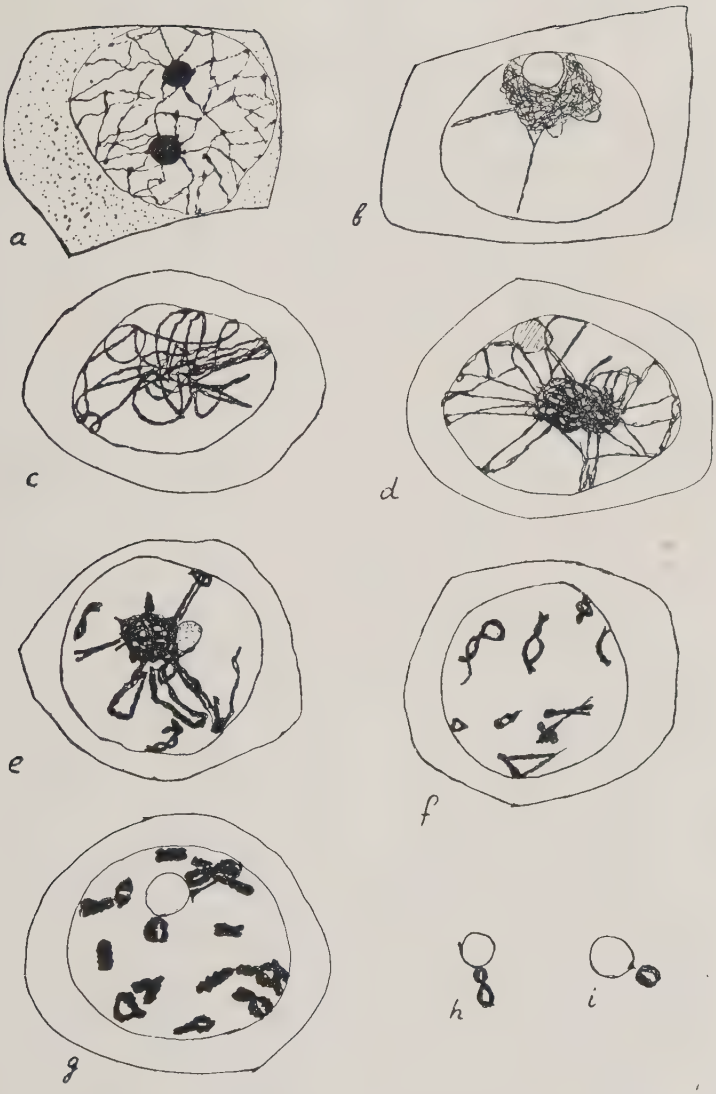


Fig. 2. — Prophase méiotique de *N. Tabacum* (var. *purpurea*). — *a*, noyau de cellule-mère au repos. — *b*, synizesis. — c, pachytène. — *d*, début de la « seconde contraction ». — *e*, « seconde contraction » avancée. — *f*, diplotène. — *g*, diacinèse. — *h*, *i*, gemini dont les satellites sont en contact avec le nucléole.

bouts libres. Remarquons que la même constatation a été faite par les deux auteurs américains Chipman et Goodspeed (1927).

Cette contraction se prolonge longtemps et il nous a semblé que certaines parties du filament, qui se trouvaient sur le pourtour du peloton, avaient une dispositon plus ou moins parallèle rappelant des figures de « zygotène » (fig. 2 *b*). La suite de la prophase montre un filament grossi uniformément *(pachynema)*, se repliant dans ses parties touchant la périphérie du noyau tandis que le nucléole, dégagé de la masse pelotonnée qui se relâche, continue à occuper la périphérie (fig. 2 *c*). Après la réaction Feulgen, ce dernier est d'aspect opalescent, et il est assez facile d'observer à son contact avec le spirème des sortes de renflements pycnotiques intensément colorés en rouge-violacé; il est également possible de distinguer le long du pachynema une sorte d'hétéropycnose disparaissant progressivement avec la condensation, celle-ci le rendant holopycnotique. Les stades qui suivent nous amènent à des figures correspondant à une « seconde contraction » (fig. 2 *d*); la partie centrale du noyau est occupée par une masse fortement contractée d'où s'échappent des filaments touchant la périphérie et se repliant parfois pour former des anses. Des phénomènes intéressants se produisent au cours de cette phase critique : 1° certains filaments présentent nettement un aspect double; 2° des couples de filaments s'individualisent et se détachent de la partie centrale pour gagner la périphérie; 3° le nucléole est à nouveau au sein de la masse ainsi contractée et en étroit contact avec elle; 4° la condensation des filaments chromatiques devient très active. La figure 2 *e* montre une seconde contraction un peu avancée; on remarque que des couples de filaments se sont déjà isolés et que certains des partenaires sont en apparence doubles, ce qui pourrait être considéré comme le résultat d'un clivage de chaque chromosome (stade *diplotène*) (fig. 2 *f*). Les filaments accouplés (gemini) sont rapprochés en certaines parties, formant des enjambements (chiasmata), ceux-ci plus nombreux au début du « diplotène » (trois et parfois quatre par paire) diminuent en nombre avec la contraction des gemini qui, en *diacinèse*, fortement condensés, prennent des aspects divers : en X, en V, en 8, en anneaux, en bâtonnets ronds et rapprochés (fig. 2 *g*). Le nucléole diminué de taille est souvent en contact avec un ou deux gemini qui, rarement, montrent leurs satellites (fig. 2 *h, i*).

Prophase de N. Sylvestris Speg et Comes

Le stade leptotène est représenté par un peloton continu à structure finement chromomérique qui, à un certain moment, s'affaisse *(synizesis)* pour donner peu après un « pachynema », filament uniformément épais.

Le nucléole unique est tantôt au sein de la masse filamenteuse, tantôt excentrique; dans cette dernière position, on

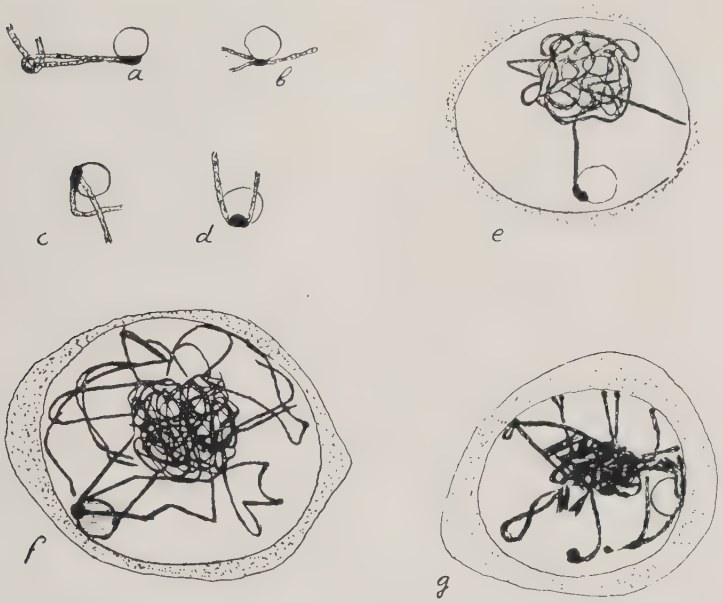


Fig. 3. — Débuts de prophase méiotique de *N. Sylvestris*. — *a, b, c, d,* renflements chromatiques Feulgen-positifs au point de contact du spirème et du nucléole (pachytène). — *e,* pachytène. — *f, g,* « seconde contraction ».

peut aisément observer que son contact avec le spirème détermine une sorte de renflement bien net et très fortement Feulgen-positif. Ces sortes d'adhérences riches en acide thymo-nucléique sont également signalées par P. Gavaudan (1936), chez *Scilla peruviana,* et par Gavaudan et Pelletier (1936), chez *Helleborus foetidus*. J. Latter (1926, 1932), Gates et Latter (1927), F.-M. Sheffield (1927), Gates et Sheffield (1929), Selim (1930), Mc Clintock (1934), Nandi (1937), Bhatia (1938) et d'autres citent des cas analogues chez

diverses plantes. Goodspeed et Avery (1939) parviennent à identifier les sat-chromosomes de *N. Sylvestris* qui, en cours de prophase méiotique (stade zygotène et pachytène), seraient en contact avec le nucléole au niveau de leurs régions pycnotiques; il nous a été impossible de retrouver dans notre matériel des figures analogues, bien que nous ayons employé des techniques diverses en plus de la méthode smear-acétocarmin utilisée par ces deux auteurs. Ainsi que le montre la figure 3 *(a, b, c* et *d)*, le contact du pachynema avec le nucléole détermine des sortes de plaques caractéristiques nettement Feulgen-positives, de diamètre deux ou trois fois plus gros que celui du filament spirématique, et il n'est pas possible de parler, à ce stade, d'un repérage des sat-chromosomes.

Ce contact semble d'ailleurs se prolonger à la « seconde contraction » où le noyau offre les mêmes particularités que nous signalons chez *N. Tabacum :* la partie centrale est occupée par le complexe filamenteux, fortement contracté, sur le pourtour duquel s'échappent des filaments parcourant le reste de la cavité nucléaire; le nucléole, dans cette figure, est situé vers la périphérie, mais le contact avec la substance chromatique persiste et détermine un gros renflement (fig. 3 *f* et *g*). A la suite de cette phase se dégagent et se reconnaissent les couples de filaments dont certains sont déjà clivés (diplotène) (fig. 4 *a* et *b*); c'est sans doute cette condensation qui détermine la contraction et, par là, la rupture du spirème. A partir de ce stade, les images deviennent plus nettes.

La figure 4 *c* représente un diplotène avancé où une paire de chromosomes demeure en contact avec le nucléole. Le nombre de gemini étant peu élevé, à la diacinèse, il nous est possible d'étudier plus en détail ce dernier stade et de figurer la nature de leurs entrecroisements. La figure 4 *g* reproduit, par exemple, l'aspect des chiasmata des douze gemini dessinés séparément : on y rencontre des formations en anneaux, en V, en X, etc. Une paire adhère toujours au nucléole, mais il est impossible de discerner des satellites. A ce début de diacinèse, le nombre des chiasmata est de dix-sept dont quatorze terminaux et trois intermédiaires; par un examen attentif, il est souvent possible de reconnaître certains gemini qui affectent constamment le même mode de conjonction; par exemple, la paire en X à chiasma médian se retrouve dans les figures 4 *d* et 4 *e* et plus tard à l'anaphase; il est

Fig. 4. — Prophase méiotique de *N. Sylvestris*. — *a*, diplotène au début et fin de la « seconde contraction ». — *b*, diplotène. — *c*, diplotène avancé. — *d*, *e*, *f*, diacinèses. — *g*, les douze gémini d'une diacinèse dessinés séparément, montrant dix-sept chiasmata dont quatorze terminaux et trois intermédiaires.

intéressant de noter la migration terminale que subissent les chiasmata vers la fin de la diacinèse : par exemple, certaines formes de gemini qui avaient primitivement deux chiasmata

(un terminal + un intermédiaire) affectent plus tard la forme d'un anneau avec deux chiasmata terminaux et, à un stade plus avancé encore, le contact à l'une des extrémités se relâche et il n'y a plus qu'un chiasma terminal; ceci expliquerait le nombre peu élevé de chiasmata rencontré à la méta-anaphase, généralement douze ou treize.

Considérations sur la prophase méiotique de N. Tabacum et N. Sylvestris

Nous n'avons pas l'intention de comparer ici les modalités de la prophase de ces deux espèces à celles que d'autres auteurs ont décrites chez diverses plantes et qui se rapportent aux théories de « metasynapsis » et « parasynapsis ». Toutefois, nos observations, dégagées autant que possible de toute idée préconçue, nous amènent à un certain nombre de considérations que nous résumerons ci-après :

1° Nous n'avons pas trouvé de filaments libres aux premiers stades de la prophase (leptotène, pachytène) et il nous est impossible d'attribuer une certaine autonomie aux éléments chromosomiques durant ces stades. Il semble qu'on soit en présence d'un spirème continu.

2° Le zygotène ne peut pas être mis nettement en évidence, mais certaines images montrent cependant par endroits une disposition parallèle des filaments (surtout chez *N. Tabacum*).

3° Le nucléole présente des contacts réels avec la substance chromatique. Ces contacts déterminent des sortes de renflements, de nœuds ou parfois de plaques intensément colorés par la méthode Feulgen et par conséquent riches en acide thymo-nucléique. Ces régions pycnotiques persistent jusqu'à la fin de la « seconde contraction » et semblent être le siège de phénomènes de condensation d'acides nucléiques, non sans rapport avec la condensation de l'ensemble du spirème.

4° La « seconde contraction » est sans doute un stade critique à la suite duquel paraissent des couples autonomes de chromosomes; ceux-ci peuvent parfois présenter entre eux une liaison (par un filament) Feulgen-positive, vestige d'une ancienne union bout à bout, qui disparaît au stade diplotène.

Nous ne croyons pas être en présence de phénomène de télosynapsis typique (accolement bout à bout des chromosomes homologues), car s'il en était ainsi, on s'expliquerait mal la présence d'un spirème continu chez la forme haploïde

de *Nicotiana Tabacum* où les chromosomes demeurent généralement monovalents en MI. D'autre part, en prophase de la F_1 de *N. Tabacum* × *N. Sylvestris*, nous trouverons au stade pachytène la présence, dans une même cellule, de filaments minces et de filaments épais; l'appariement est donc parasynaptique à ce stade, puisqu'en MI on trouve respectivement des chromosomes monovalents et bivalents.

La présence d'un spirème continu chez les parents doit donc être examinée d'un autre point de vue. KIHARA et KATAYAMA (1933) et CHIZAKI (1934) signalent en prophase de *Triticum monococcum* haploïde une association bout à bout des chromosomes non-homologues, et KOSTOFF (1938) attribue cette association à la présence de régions génétiquement inertes (hétérochromatiques) aux extrémités de ces chromosomes.

Sommes-nous en présence d'un cas synaptique complexe chez *N. Tabacum* et *N. Sylvestris*, comportant aussi bien les modalités d'une parasynapsis (appariement côte à côte des chromosomes homologues) que celles d'une métasyndèse (accolement bout à bout des paires parasynaptiques) ? Nous ne pouvons pas l'affirmer encore, mais nous sommes enclin à penser, à la lumière des récentes données sur l'existence de plusieurs sortes de chromatine, qu'une telle interprétation pourrait être admise.

LES AUTRES STADES : MÉTAPHASE, ANAPHASE, TÉTRADES

N. Tabacum L. var. *purpurea*. — Une étude antérieure sur la méiose du parent *Tabacum* nous avait révélé un certain nombre d'anomalies méiotiques (connexions nucléaires, cas de non-orientation de certains bivalents, ponts anaphasiques, retard dans la translation des chromosomes dissociés, etc.) que nous avions attribuées à l'extrême sensibilité du mécanisme caryocinétique de cette espèce, apparemment homozygote, et aux divers facteurs d'origine exogène ou endogène. Parmi les facteurs externes, notons que les variations atmosphériques (variation de température et d'humidité), très fréquentes en fin de saison, déterminent de nombreuses irrégularités et c'est sans doute ce fait qui avait amené primitivement P. GISQUET, J. DUFRÉNOY et A. DUSSEAU (1939) à considérer le parent en étude comme étant un type monosomique avec 23II + 1I en MI où le comportement anormal du

monovalent entraînerait ces sortes d'anomalies. Notre examen avait montré cependant qu'il s'agissait d'un type normal avec 24II et ces mêmes auteurs avaient, par ailleurs, dans une note plus récente (encore sous presse), renoncé à l'idée qu'ils se trouvaient en présence d'un type monosomique.

Povolotchko (1937), étudiant la méiose des pieds normaux de *N. Tabacum* cultivés dans des serres pendant l'hiver, note la dispersion des chromosomes en MI, dispersion qui, provoquée par les conditions écologiques des serres, entraîne la stérilité complète de ces pieds.

Nous-même avons constaté qu'en dehors de ces divers facteurs (variations de température, d'humidité, maladies à virus), la fixation elle aussi tient une place importante dans la production d'images caryocinétiques troublées; ces troubles sont d'autant plus évidents que le fixateur est d'action plus lente et que les chromosomes sont à un stade plus critique de leur évolution : en mouvement prométaphasique, juste avant de se disposer en plaque équatoriale, ou en plein mouvement anaphasique. D'après Yu (1938), « l'influence des divers facteurs externes se traduit généralement par une altération plus ou moins profonde de l'appareil achromatique », ce qui expliquerait le mouvement irrégulier des chromosomes que l'auteur suppose attachés à un système de fibrilles du fuseau. Cette déformation du fuseau semble souvent déterminer des cas de non-orientation de certains bivalents ou de dispersion de chromosomes en anaphase, ainsi que des ponts de chromatine.

L'examen de contrôle de cette même lignée, dans de meilleures conditions de prélèvement et de fixation des fleurs, nous permet de revoir son comportement méiotique et de le comparer, dans les chapitres suivants, à celui des hybrides obtenus.

En première métaphase de maturation, les 24II, sous forme de corps ronds ou plus ou moins ovoïdes, se disposent régulièrement dans le plan équatorial, ce qui est confirmé par l'examen des vues de profil qui montre que, dans un fort pourcentage de cas (environ 95 p. 100), les plaques ont un aspect homogène; nous verrons que chez les hybrides obtenus il en va tout autrement.

A l'anaphase la disjonction semble normale, sauf pour quelques bivalents qui ont des chiasmata intermédiaires et qui montrent un certain retard dans leur mouvement, ce qui ne les empêche pas d'ailleurs de rejoindre le groupe des autres vers les pôles; l'examen des fins d'anaphase montre,

en effet, que 97 p. 100 des cellules sont exemptes d'extrusions chromatiques dans leur cytoplasme; dans 3 p. 100 des cas, les rejets étaient, soit des fragments provenant d'une disjonction irrégulière des bivalents, soit des partenaires de bivalents arrêtés dans leur mouvement.

Arrivés aux pôles, les chromosomes entrent dans une brève intercinèse où ils gardent leur individualité, se déchromatinisant légèrement; vers la fin de ce stade, chaque chromosome a un aspect double par suite d'un clivage; avant de se disposer en MII ils se contractent à nouveau, ce qui leur donne l'apparence de petits corps ronds. Les tétrades sont normales, mais un faible pourcentage de celles-ci (environ 3-4 p. 100) contiennent des microcytes, généralement un par tétrade.

N. Sylvestris. — Les MI, en raison du nombre peu élevé de chromosomes, donnent des plaques nettement lisibles avec

FIG. 5. — Méiose de *N. Sylvestris.* — *a, d, e, f,* débuts d'anaphases I vues de profil. — *b,* les douze bivalents de la figure 5 *a* dessinés séparément; on compte treize chiasmata dont douze terminaux et un intermédiaire. — *c,* MI en vue polaire (12II).

douze bivalents légèrement plus gros que ceux de *N. Tabacum;* ceux-ci, en vue polaire, ont pour la plupart un aspect double (fig. 5 *c*). Les vues de profil sont parfaitement régulières. La disjonction anaphasique est entièrement normale et synchrone chez tous les bivalents. La figure 5 *(a, d, e* et *f)* montre clairement le mode de disjonction des chromosomes qui sont

Fig. 6. — Méiose de *N. Sylvestris.* — *a, b,* fins d'anaphases I (en *a,* disjonction tardive d'un bivalent). — *c,* télophases I avancées (les chromosomes sont clivés). — *d,* MI avec douze chromosomes. — *e,* fins d'anaphases II. — *f,* tétrade.

encore reliés par un ou deux filaments Feulgen-positifs; en figure 5 *f,* on remarque en outre que certains des partenaires présentent déjà une ébauche de division qui leur donne l'apparence d'haltères. L'examen des vues de profil comprenant les douze bivalents en pleine disjonction, nous permet d'étudier leur mode de chiasmatypie. Ainsi, en figure 5 *b* nous avons dessiné séparément les chromosomes reproduits en figure 5 *a;*

on y trouve sept paires de chromosomes ronds avec un seul chiasma, trois paires de forme plus allongée avec aussi un seul chiasma, une paire avec deux chiasmata terminaux et une autre paire en forme de croix avec un chiasma intermédiaire. Le nombre total de chiasmata est ainsi évalué à treize dont douze terminaux. Il est intéressant de noter qu'on retrouve constamment (sauf rares exceptions) le même nombre de chiasmata et les mêmes aspects de conjonction, ce qui prouve que chaque paire a un mode de synapsis défini dans des conditions d'évolution normale. Nous verrons par la suite que la fréquence chiasmatypique varie avec les modifications structurales apportées par l'hybridation au génome de *Sylvestris*.

En fin d'anaphase, nous avons rencontré quelquefois une paire se disjoignant tardivement; il s'agit de la paire à chiasma intermédiaire; en dépit de ce retard, les deux moitiés arrivent à rejoindre le bloc des autres chromosomes (fig. 6, *a* et *b*).

A la première télophase, les chromosomes s'étirent, se disposent vers la périphérie du noyau, prennent une forme polygonale ou étoilée, mais gardent leur individualité; vers la fin de l'intercinèse, ils ont nettement une apparence double (fig. 6 *c*). Un peu avant de se disposer en MII, ils se contractent et reprennent leur forme ovoïde ou ronde (fig. 6 *d*).

A l'anaphase homéotypique, les chromosomes se séparent simultanément pour former quatre groupes de chromosomes (fig. 6 *e*) entourés chacun, peu après, par une fine membrane nucléaire (fig. 6 *f*); les chromosomes reprennent leur forme étoilée, se déchromatinisent et donnent des anastomoses; un petit nucléole fait son apparition à ce stade. La tétrasporogénèse est donc absolument normale et en aucun cas nous n'avons rencontré des micronucléi ou des microcytes.

N. Sylvestris paraît donc être une espèce génotypiquement bien équilibrée, avec un mécanisme caryocinétique incontestablement plus résistant que celui de *N. Tabacum* à l'action de divers facteurs nuisibles.

III. — ÉTUDE DE LA F_1 (*N. Tabacum* × *N. Sylvestris*)

Une parcelle de pieds en F_1 est apparemment très homogène et les plantes hautes de 2 à 2,5 m. manifestent une grande vigueur (phénomène d'hétérosis). Phénotypiquement, ces pieds se rapprochent du type *Tabacum* mais la dominance de ce dernier n'est pas complète, on trouve, par un examen minutieux, des traces du parent *Sylvestris*. Les feuilles ovales sont plus longues et plus larges que celles des parents (pl. IV *b*) ; elles sont légèrement pétiolées, à décurrence très marquée.

Les fleurs d'une taille moyenne de 7 cm. sont de 3 cm. plus courtes que celles de *Sylvestris* et de 1,5 cm. plus longues que celles de *Tabacum* (pl. IV *a*) ; elles ont une corolle à teinte rose vers le sommet (soit intermédiaire entre le rouge pourpre de *N. Purpurea* et le blanc de *N. Sylvestris*) avec des pétales de forme plus aiguë que ceux de *N. Tabacum*. La gorge de la corolle est moins renflée, mais le calice est aussi développé que chez *N. Tabacum*. Les étamines dépassent la corolle.

La floraison est abondante, mais la plupart des fleurs tombent avant leur maturité complète ; quelques-unes arrivent cependant à donner des capsules qui sont ridées et qui contiennent des graines pour la plupart vides.

Cet hybride a été considéré longtemps, notamment par les expérimentateurs américains, comme étant complètement auto-stérile. Clausen et Goodspeed (1926) puis Goodspeed et Clausen (1927, 1928) relatent en effet que cet hybride, étroitement ressemblant à *N. Tabacum*, ne produit pas de graines par autofécondation, mais que, par contre, croisé par un des parents (back-cross), il donne une descendance très hétérogène.

Watkins (1925) et Brieger (1928) signalent également la dominance du parent *Tabacum*, mais admettent en outre une certaine influence du parent *Sylvestris*. Christoff (1928), Webber (1930), Kostoff (1933) donnent aussi des renseignements sur la morphologie de la F_1 et semblent partager

l'opinion de leurs prédécesseurs sur l'auto-stérilité de cet hybride.

P. Gisquet (1924) est par conséquent le premier à avoir signalé l'obtention en F_1, et par autofécondation, de quelques bonnes graines qui lui donnèrent par la suite les générations que nous étudions dans ce travail.

ÉTUDE CYTOLOGIQUE

A. — Mitose somatique

Les noyaux somatiques examinés dans les méristèmes radiculaires (coupes de 6 μ) ont une structure chromocentrique et une évolution étroitement comparables à celles des parents; nous n'y avons trouvé aucune irrégularité. Les chromosomes, de longueur variant de 2 à 4 μ, présentent en métaphase différentes formes en U, en V, en J, etc.; nous n'avons pas discerné, parmi eux, ceux d'origine *Sylvestris* qui seraient légèrement plus gros et plus nettement clivés que ceux de *Tabacum*. En plaque équatoriale on compte aisément trente-six chromosomes, soit le chiffre totalisant les garnitures haploïdes de chacun des parents (vingt-quatre de *Tabacum* + douze de *Sylvestris*). Les satellites n'ont pas pu être aperçus et il semble qu'on soit en présence de phénomènes « amphiplastiques » (M. Navashin, 1934), affectant l'ensemble de la garniture chromosomique.

B. — Méiose

Prophase. — La prophase méiotique n'a encore, à notre connaissance, fait l'objet d'aucune étude; celle-ci mérite pourtant d'être exposée, car elle montre des modalités différentes de celles rencontrées chez les parents.

Les tout premiers stades de la prophase n'ont pu être saisis; la figure 7 *(a, b, c* et *d)* correspond au « *pachytène* » des parents. Sur la figure 7 *a*, il ne s'agit plus d'un *pachynema* proprement dit, homogène, continu et uniformément épais, mais d'un ensemble enchevêtré dont les filaments affectent différentes épaisseurs. La figure 7 *b* indique une fin de « *synizesis* » et montre à la fois des filaments épais *(pachynemata)*, des filaments minces *(leptonemata)* et d'autres également minces, mais disposés plus ou moins parallèlement (probablement

zygonemata). Le nucléole unique est compris dans la masse pelotonnée ou est à l'écart de celle-ci; un ou deux filaments sont en contact avec lui sans former cependant des renfle-

Fig. 7. — Prophase méiotique de la F_1 *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris*. — *a*, *b*, *c*, *d*, stades leptotène-pachytène (on trouve des filaments de différentes épaisseurs). — *e*, *f*, « seconde contraction ». — *g*, « seconde contraction » avancée. — *h*, *i*, diplotène.

ments ou des plaques aussi nets que chez *N. Sylvestris*. La fin de *synizesis* est marquée par un relâchement du peloton et les filaments occupent ainsi toute la cavité nucléaire. Dans les figures 7 *c* et 7 *d*, on voit nettement la présence simultanée de

pachynemata et leptonemata, on peut même apercevoir entre eux d'autres filaments ayant une épaisseur intermédiaire. On n'est donc plus en présence du spirème typique rencontré chez les parents et ce fait ne saurait être sans rapport avec les nouvelles relations synaptiques des dispositifs chromosomiques qui en MI donnent des configurations diverses, parmi lesquelles on reconnaît des éléments monovalents, bivalents et d'autres groupements. Ceci nous amène à penser que les

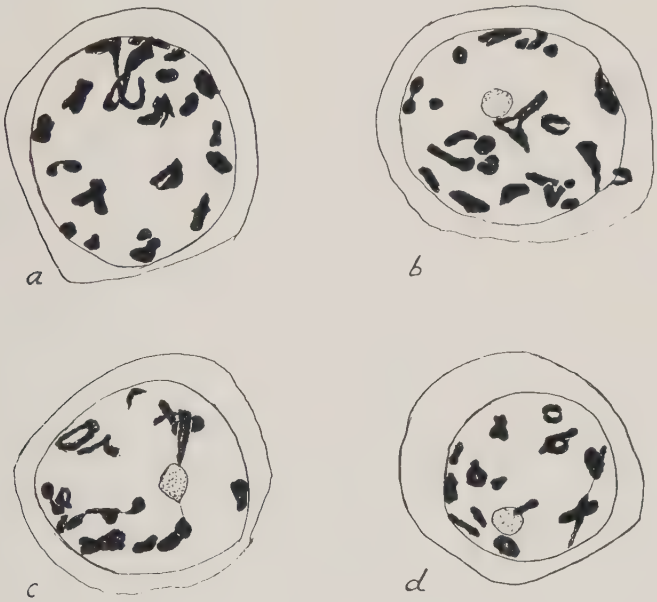


FIG. 8. — Diacinèses de la F_1 *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris* où l'on reconnaît les monovalents sous forme de petits corps ronds.

filaments simples en prophase correspondent à des éléments monovalents, ceux plus gros à des éléments bivalents, et à adopter ainsi l'hypothèse d'une « parasynapsis », pour expliquer l'appariement chromosomique en prophase. HORTON (1936) cite un cas analogue dans la F_1 de l'hybride *Triticum durum* × *T. vulgare* et emploie le terme d' « amphispirème » pour désigner le genre de spirème que l'on rencontre chez les plantes hétérodiploïdes, où il y a présence de segments spirématiques simples et appariés.

Ce stade est relativement long. Les images qui suivent montrent une partie centrale du peloton fortement contractée d'où sortent des filaments se dirigeant vers la périphérie (fig. 7, *e* et *f*). Il s'agirait d'une « seconde contraction », stade avec lequel commence toute une série de transformations rapides et souvent difficilement interprétables. A la suite de cette contraction, des éléments doubles ou simples se détachent et émigrent vers la périphérie, tandis qu'au centre une partie de la chromatine demeure encore sous forme de peloton contracté. Les images à ce stade sont également différentes de celles des parents en ce sens que les segments chromatiques qui s'individualisent affectent des aspects très variables; ainsi que le montre la figure 7 *(g, h* et *i)*, on y rencontre des filaments simples et longs, des filaments appariés, des sortes de fragments et diverses autres formations complexes.

Les diacinèses offrent les premières images où l'on puisse saisir l'individualité des chromosomes : ceux-ci affectent des aspects divers suivant leur mode d'association et leur degré de contraction; les chromosomes monovalents sont au début de simples bâtonnets, qui se raccourcissent par contraction pour former de petits corps ronds nettement reconnaissables des bivalents; la figure 8 *(a, b, c* et *d)* montre quelques diacinèses prises au hasard; le nucléole est toujours en contact avec une formation bivalente; certains bivalents présentent une liaison avec un monovalent par un fin filament (fig. 8 *c*); nous verrons par la suite que ce genre de lien persiste en MI. Enfin, signalons que nous avons pu aussi rencontrer la présence, au cours de ce stade, d'associations plus complexes et intraduisibles.

Métaphases, anaphases, tétrades. — GOODSPEED (1923) fut le premier à décrire la méiose de la F_1 et à signaler en première métaphase de maturation la présence de 12II + 12I. Plus tard, GOODSPEED et CLAUSEN (1927) donnent une description plus détaillée du comportement méiotique de la F_1 : en MI se forme une plaque équatoriale avec 12II, les monovalents qui sont de taille plus petite se trouvent généralement de part et d'autre de cette plaque; à l'anaphase, les bivalents se disjoignent normalement tandis que les monovalents se dirigent au hasard vers les pôles cinétiques; les MII présentent ainsi des nombres variables entre dix-neuf et vingt-deux. Les travaux ultérieurs sur ce croisement, de GOODSPEED et CLAUSEN

(1928) et de Clausen (1932), rapportent que les douze bivalents qui se forment en MI représentent l'association des douze chromosomes de *N. Sylvestris* avec douze des chromosomes de *N. Tabacum,* étant donnée l'asyndèse presque complète que manifestent entre eux les vingt-quatre chromosomes des pieds haploïdes de *N. Tabacum* (Chipman et Goodspeed, 1927).

A. Dusseau et nous-même (1940) avons ajouté que la méiose de la F_1 offre certaines autres particularités, notamment en ce qui concerne les rapports synaptiques de certains monovalents avec les bivalents; c'est ainsi que des cas de soudure entre monovalents s'intercalant entre bivalents (phénomène de caténation) ou des cas de liaison entre monovalent et bivalent par un filament Feulgen-positif ont pu être signalés, modifiant ainsi la courbe de la distribution binomiale $(1 + 1)^{12}$ des monovalents considérés auparavant (Goodspeed et Clausen, 1927) comme ayant des mouvements simples régis par le jeu des lois du hasard.

Nous apportons aujourd'hui un exposé plus détaillé que celui de nos premières observations.

Métaphase I. — Les premières métaphases présentent, en vue polaire, une plaque équatoriale avec douze grosses formations bivalentes auxquelles sont liés généralement deux ou trois monovalents, les autres monovalents étant situés à des niveaux différents à partir du plan équatorial. L'examen en vue de profil montre cependant que certains des monovalents (un, deux ou trois en dehors du plan) sont liés aux bivalents par un filament Feulgen-positif. La figure 9 (*a, b, c* et *d*) représente des configurations chromosomiques dont les aspects varient suivant la position qu'occupent les monovalents. Ainsi, sur la figure 9 *a,* deux monovalents alternent chacun avec deux bivalents auxquels ils sont rattachés par leurs extrémités; dans le même plan, un autre petit monovalent est accroché à un bivalent sous forme de bourgeon; en dehors du plan équatorial, on compte neuf autres monovalents. Des cas de soudure plus complexes peuvent se présenter entre monovalents et bivalents; sur la figure 9 *e,* nous représentons une conformation de ce genre : un monovalent en croissant est soudé à deux bivalents dont l'un est lié en outre à un autre petit monovalent, ce qui forme ainsi un groupe de six chromosomes (II + I + II + I) où les éléments bivalents gardent cependant leur individualité. Sur la figure 9 *f* se présente un

autre cas : un groupe de sept chromosomes (II + I + I + I + II) où les trois monovalents forment une sorte de chaîne reliant les deux bivalents à leurs extrémités (phénomène de caténation). La figure 9 *c* montre douze bivalents dont deux liés chacun à un monovalent; en dehors du plan, on compte neuf monovalents. Quelques figures nous ont donné en vue polaire douze bivalents dans le plan équatorial et douze monovalents en dehors de ce plan (fig. 9 *d*), mais l'examen de profil montre que certains de ces monovalents sont liés avec les bivalents par un très fin filament Feulgen-positif.

Un faible pourcentage de figures (environ 2 p. 100) nous ont montré la présence en MI d'un fragment qui semble provenir de la « seconde contraction » où nous avons signalé sa formation possible.

L'examen des vues de profil a été fait ainsi que celui des vues polaires sur des coupes de 12 à 14 μ qui comprenaient la cellule entière. La figure 9 *(g, h, i* et *j)* donne un aspect de quelques MI prises au hasard. On remarque les positions variables occupées par les monovalents, par rapport au plan équatorial. Ainsi sur la figure 9 *g,* on ne voit que six monovalents libres situés près des pôles, les autres étant dans le plan équatorial ou en dehors de celui-ci, mais présentant chacun dans ce dernier cas une liaison avec les bivalents. Ce genre de liaison se retrouve dans presque toutes les figures; en figure 9 *h,* on reconnaît par exemple trois monovalents liés par un filament aux bivalents de la plaque; six monovalents sont indépendants et deux autres situés près du pôle sont associés. Cette association par deux entre chromosomes monovalents a été rencontrée par Chipman et Goodspeed (1927) dans la forme haploïde de *N. Tabacum;* elle serait due, d'après ces mêmes auteurs, à l'effet mécanique d'une adhérence; Lawrence (1931) a critiqué cette interprétation; pour cet auteur, en effet, cette association serait le produit d'un appariement secondaire (sans formation de chiasmata) entre chromosomes présentant une affinité générale (homologie), car s'il n'en était pas ainsi, il devrait en résulter des groupes de plusieurs chromosomes associés, ce qui n'est pas le cas présent.

Des observations très nombreuses de métaphases en vue de profil ont été faites et, en aucun cas, nous n'y avons trouvé douze monovalents en complète indépendance, ce qui montre que certains des monovalents de la figure 9 *d* ont, avec des bivalents, une liaison qui serait invisible en vue polaire.

Fig. 9. — Méiose de la F_1 *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris*. — *a*, *b*, *c*, *d*, MI en vue polaire (le nombre de monovalents en dehors du plan équatorial est variable). — *e*, formation composée de deux bivalents associés à deux monovalents. — *f*, phénomène de caténation (1II + 3I + 1II). — *g*, *h*, *i*, *j*, MI en vue de profil (en *h*, six monovalents libres et deux associés entre eux, les autres étant liés aux bivalents de la plaque).

Les tableaux que nous donnons ci-dessous représentent l'analyse de cent cellules en MI (en vue de profil). Dans le tableau A, nous indiquons la distribution des monovalents pour ces cellules; par nombre total, nous entendons le nombre de monovalents situés en dehors du plan équatorial, comprenant ainsi les monovalents libres de toute adhérence, plus les monovalents liés aux bivalents par un filament, plus les monovalents associés entre eux. Dans le tableau B, nous avons rapporté la distribution des monovalents libres.

Distribution des monovalents (libres et associés) observés à la F_1 en dehors de la plaque équatoriale de la MI (vue de profil).

TABLEAU A

Nombre total (libres + associés) des monovalents en dehors du plan équatorial en M_I	Fréquence
0	0
1	0
2	0
3	0
4	1
5	1
6	2
7	10
8	17
9	20
10	26
11	15
12	8

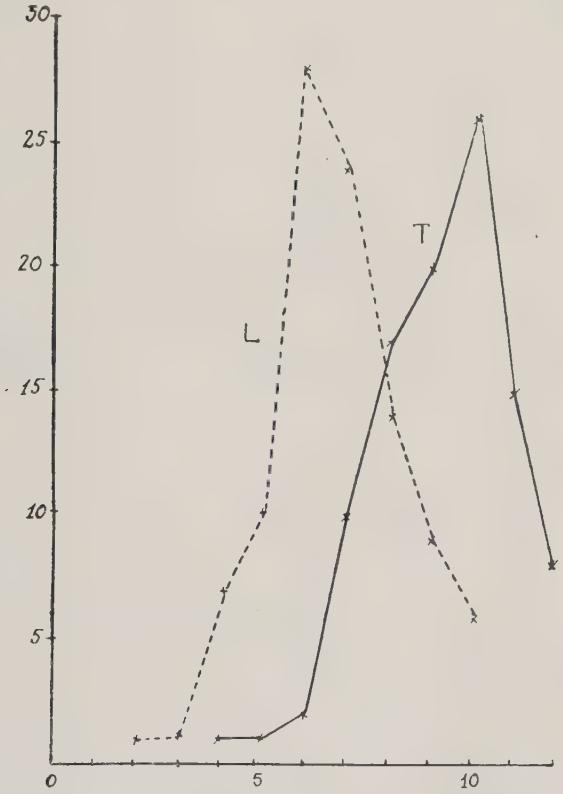
TABLEAU B

Nombre de monovalents libres en M_I	Fréquence
0	0
1	0
2	1
3	1
4	7
5	10
6	28
7	24
8	14
9	9
10	6
11	0
12	0

Si nous représentons graphiquement ces résultats indiquant en abscisses le nombre de monovalents et en ordonnées la fréquence, nous aurons les deux courbes de distribution T et L. La courbe T en trait plein est la courbe relative au total des monovalents d'une MI. La courbe L celle des monovalents libres.

La confrontation de ces deux courbes nous permet d'établir les conclusions suivantes :

1° La courbe L indique un maximum de fréquence pour six monovalents libres; 6 p. 100 de cellules ont dix monova-



Courbes de distribution des monovalents. En abcisses, le nombre de monovalents; en ordonnées, la fréquence des cellules.
T —, total des monovalents, libres et associés.
L - - -, monovalents libres.

lents libres, mais en aucun cas il ne nous a été possible de trouver onze ou douze monovalents libres (fréquence 0).

2° La courbe T indique un maximum de fréquence pour le cas de dix monovalents en dehors du plan équatorial; il s'ensuit un maximum de fréquence pour deux monovalents

dans le plan équatorial soudés aux bivalents (caténation).

Cette même courbe met en relief que 7 p. 100 des cellules présentent leurs douze monovalents en dehors du plan équatorial dont certains liés aux bivalents par un filament.

3° Lorsque le maximum de fréquence de la courbe T est à dix, celui de la courbe L est à six, ce qui prouve qu'il y a un maximum de fréquence pour le cas de quatre monovalents liés aux bivalents de la plaque par un filament Feulgen-positif ou associés entre eux (appariement secondaire).

Anaphase I. — Les anaphases offrent une grande variété d'aspects irréguliers. Les bivalents disposés en plaque ont tendance à présenter une disjonction synchrone; les monovalents au contraire ont des mouvements très irréguliers suivant leur localisation sur le fuseau; ceux qui sont en dehors de la plaque sont généralement entraînés vers les pôles par le mouvement des bivalents, il en est de même avec les monovalents liés par un filament aux bivalents disposés en plaque. La figure 10 *a* montre à gauche la disjonction d'un bivalent associé à un monovalent, la séparation des deux partenaires semble normale, l'un d'entre eux entraînant le monovalent avec lequel il garde encore sa liaison; lorsque le monovalent est plus intimement lié au bivalent ou est encore interposé entre deux bivalents dans le plan équatorial, la disjonction anaphasique offre des images plus irrégulières; le monovalent étiré parfois par les deux partenaires forme un véritable pont, ou encore un chapelet (fig. 10 *f*).

La disjonction des bivalents produit souvent des ponts d'un aspect très caractéristique qui semblent être le résultat d'une conjonction incomplète; tout se passe, en effet, comme si le ou les chiasmata s'immobilisaient dans une région intermédiaire des chromosomes au lieu d'émigrer vers l'extrémité; il en résulte ainsi des ponts dont la rupture produit un ou deux fragments. Sur la figure 10 *g*, nous reproduisons schématiquement l'évolution hypothétique depuis la diacinèse d'une paire chromosomique avec chiasma à migration incomplète : (g_1), (g_2), en prophase; (g_3), en métaphase; (g_4), (g_5), (g_6), en anaphase. Darlington (1937) donne quelques exemples sur la production de ponts anaphasiques et de fragments, dans les hybrides à structures dicentriques, qu'il attribue à des cas d'inversion des centromères respectifs des deux partenaires associés. M. Upcott et J. Philp (1939) signalent également la

Fig. 10. — Méiose de la F_1 *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris*. — *a, b, c, d, e, f, h*, anaphases hétérotypiques (en *b*, au milieu du fuseau, l'on reconnaît deux dérivés de bivalents et deux monovalents dont l'un avec une ébauche de division et l'autre divisé complètement; en *c, e, f*, divers types de ponts anaphasiques; en *h*, monovalents attardés, en train de se diviser; on reconnaît au milieu du fuseau un fragment fonctionnel). — *g*, évolution hypothétique d'une paire chromosomique avec chiasma intermédiaire immobilisé formant un pont et un fragment en AI. — *i, j*, télophases I (*i*, début; *j*, stade avancé).

présence de fragments à l'anaphase de la méiose de *Tulipa Hageri,* produits par des inversions; ces inversions sont la cause de la formation de chromatides dicentriques dont la rupture donne lieu à de petits fragments. Fernandès (1939) rencontre un grand nombre de ponts, chez *Narcissus Jonquilloides,* qu'il attribue à l'hétérozygotisme structural des chromosomes associés.

Chez tous nos hybrides, nous avons fréquemment rencontré ces formations se reproduisant sous le même aspect, ce qui renforce l'hypothèse qu'il s'agit là d'un phénomène résultant d'un mode de chiasmatypie tout à fait particulier, dû vraisemblablement aux différences structurales des éléments appariés. Sur la figure 10 *f,* la rupture du pont a produit un petit fragment qui sera rejeté dans le cytoplasme. La figure 10 *(c* et *e)* représente des ponts d'un aspect différent.

Les monovalents situés près de la plaque et qui n'ont pas été entraînés vers les pôles subissent une ébauche de division (fig. 10 *b*) et, dans certains cas, ils se divisent complètement (fig. 10, *b* et *h*); les deux moitiés gagnent alors les pôles ou sont rejetées dans le cytoplasme. Il est assez facile de distinguer en fin d'anaphase les monovalents des autres éléments attardés (dérivés de bivalents ou bivalents non-séparés); les premiers sont plus petits et ont généralement la forme d'haltères, les seconds plus gros sont plus ou moins coniques. Ainsi, sur la figure 10 *b,* on reconnaît au milieu du fuseau deux monovalents, dont l'un divisé complètement, et deux dérivés de bivalents attardés. Des fragments fonctionnels (pourvus de centromère), reconnus par leur ébauche de division, ont été rencontrés dans un faible pourcentage de cas; ils semblent dériver d'un monovalent attaché à une autre formation, dont la disjonction aurait provoqué la fragmentation du monovalent; sur la figure 10 *h,* on voit un de ces fragments entre deux monovalents déjà divisés.

Des anomalies dans l'orientation des fibres fusoriales ont pu également être signalées; elles se caractérisent par un aspect de ligne brisée qui fait dévier le mouvement normal des chromosomes en anaphase, et provoque ainsi la dispersion de ceux-ci dans le cytoplasme.

Télophase I. — Arrivés aux pôles, les chromosomes entrent en télophase tout en maintenant leur individualité (fig. 10, *i* et *j*); les noyaux-fils ainsi constitués sont le plus souvent

inégaux de taille par suite de la quantité inégale de chromatine qu'ils contiennent.

Nous avons examiné un grand nombre de télophases qui nous ont donné les moyennes suivantes : environ 30 p. 100 de cellules sont exemptes de toute extrusion chromatique dans leur cytoplasme. Le reste des cellules (approximativement 70 p. 100) présentent principalement des monovalents et des dérivés de monovalents divisés. Parmi celles-ci, environ 10 p. 100 ont des fragments dérivant de la rupture des ponts anaphasiques et 2 p. 100 contiennent des rejets de bivalents (non-disjoints) ou de dérivés de bivalents.

Les fragments sont voués bientôt à la dégénérescence; la réaction Feulgen les colore très faiblement à un stade avancé de la télophase, au point qu'il est difficile de les distinguer; il en est de même des moitiés de monovalents ou des monovalents isolés; par contre, d'autres éléments, notamment les bivalents attardés, ou des groupes plus importants, peuvent persister en formant des micronucléi et subissent les transformations télophasiques.

Les chromosomes entrant en télophase se déchromatinisent partiellement et prennent l'aspect de corps astéroïdes; de fins filaments semblent prolonger la partie centrale du chromosome (environnant le centromère) qui prend une forme plus ou moins polygonale; vers la fin de la télophase, les chromosomes reprennent leur chromaticité et paraissent doubles; ce dernier caractère fait défaut pour les dérivés de monovalents ou pour les simples fragments inclus occasionnellement dans ces noyaux.

La coloration au violet de gentiane a mis en évidence au cours de ce stade la présence dans le cytoplasme, surtout dans les régions périphériques, de nombreuses gouttelettes Feulgen-négatives; il nous semble qu'il s'agit de résidus nucléolaires apparaissant avec la disparition du fuseau, car nous ne les avons jamais rencontrées en MI ou en anaphase I.

Métaphase II. — Il est rare de rencontrer les deux métaphases en vue polaire, les deux fuseaux étant souvent perpendiculaires l'un à l'autre; les quelques cas trouvés nous ont donné des distributions de $18 + 18$, $19 + 17$, $20 + 16$, $14 + 22$; mais les deux plaques peuvent souvent totaliser un nombre supérieur à trente-six par suite de la division de certains monovalents, ou au contraire inférieur à trente-six par suite

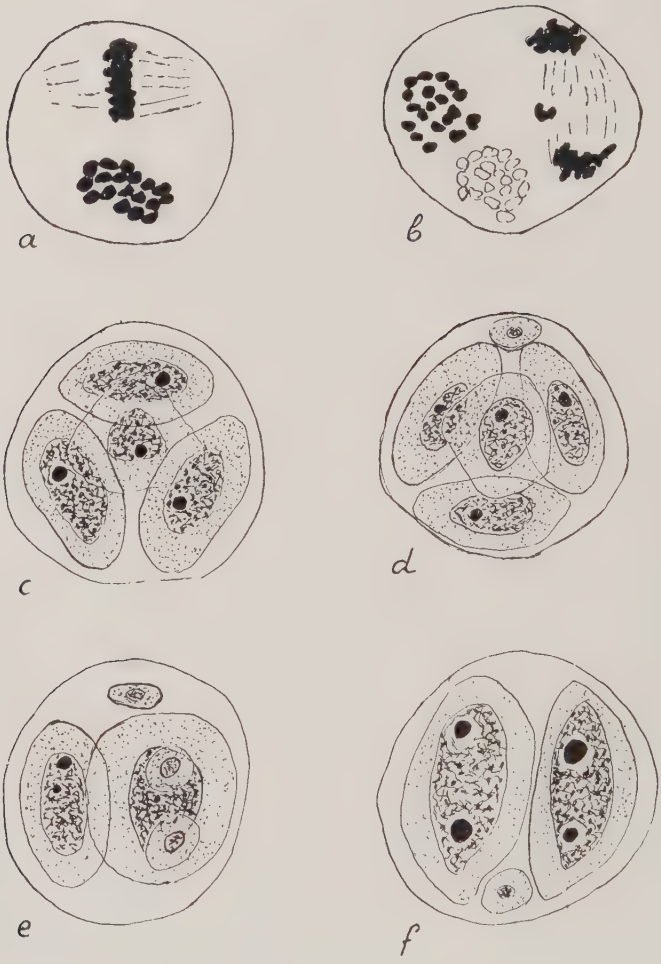


Fig. 11. — Méiose de la F_1 *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris*. — *a*, MII avec dix-huit chromosomes. — *b*, fins d'anaphases homéotypiques. — *c*, tétrade normale. — *d*, tétrade accompagnée d'un microcyte. — *e*, diade avec trois microcytes. — *f*, diade avec un microcyte.

de l'expulsion de certains chromosomes dans le cytoplasme. Le chiffre le plus fréquemment rencontré en MII est dix-huit (fig. 11 *a*).

Anaphase II et tétrades. — En anaphase, les chromosomes suivent des mouvements réguliers, sauf certains, demeurant retardataires (fig. 11 *b*), parmi lesquels on reconnaît des dérivés normaux, des dérivés de monovalents et des formations plus complexes qui ont persisté. Dans des cas plus rares, on peut trouver des ponts anaphasiques. Les éléments ainsi expulsés forment des micronoyaux et, s'ils sont assez éloignés des noyaux-fils, ils engendrent plus tard des microcytes; si au contraire ils se trouvent au voisinage des noyaux-fils, ils constituent simplement des extranucléi dans les tétraspores.

Lorsque les microspores sont constituées, on peut trouver ainsi un certain nombre d'irrégularités : les grains de pollen peuvent contenir un, deux ou trois extranucléi. Des microcytes dans d'autres cas peuvent se former jusqu'à trois ou quatre dans une tétrade. Le pourcentage des tétrades accompagnées de microcytes s'élève approximativement à 15-20 p. 100.

Un cas particulier peut être signalé : la formation de diades. Ainsi la figure 11 *e* représente une diade avec trois microcytes. La formation des diades s'effectue probablement lors de l'anaphase homéotypique : les chromosomes en anaphase, arrêtés dans leur mouvement, entrent en télophase; au milieu de la cellule apparaît une cloison et il se forme ainsi deux spores au lieu de quatre avec chacune un nombre chromosomique deux fois plus élevé que celui des tétraspores correspondantes; les chromosomes expulsés dans le cytoplasme lors de la première anaphase forment alors des microcytes. La figure 11 *f* représente une autre diade avec un seul microcyte; il est intéressant de noter que les noyaux des diades contiennent généralement deux petits nucléoles, tandis que les tétraspores normales n'en contiennent qu'un.

DISCUSSION ET INTERPRÉTATION DES PARTICULARITÉS CYTOLOGIQUES DE LA F_1

Une allosyndèse totale semble exister entre le génome de *N. Sylvestris* et un stock de douze chromosomes de *N. Tabacum*, ce qui semble confirmer au premier abord la formule de Goodspeed et Clausen de $12_{II} + 12_I$; mais l'examen analytique du comportement des monovalents montrant leurs relations synaptiques avec les bivalents n'a été ni figuré, ni pris en

considération par les auteurs ayant antérieurement étudié ce croisement. Les monovalents, en effet, ont été considérés comme ayant une autonomie complète et se distribuant au hasard vers les pôles.

Nos figures de MI ainsi que l'étude analytique des dispositifs chromosomiques nous ont, en effet, apporté des éléments nouveaux; c'est ainsi que certains monovalents se trouvent, en plaque équatoriale, associés sous forme de groupements divers avec les bivalents; d'autres présentent simplement une liaison par un filament avec un bivalent. Des associations ou appariements secondaires se présentent également entre monovalents. Le nombre des monovalents en indépendance complète se trouve ainsi diminué et le tableau B (p. 48) indique un maximum de fréquence de six monovalents libres. Ce dernier fait nous fait suggérer que le nombre de base de l'espèce *N. Tabacum* doit être considéré comme étant n = 6. Cette hypothèse paraît d'ailleurs plausible si l'on considère le travail de KOSTOFF (1935) sur *N. Sylvestris* haploïde, espèce considérée comme étant à l'origine de *N. Tabacum* (GOODSPEED et CLAUSEN, 1928). Cet auteur, en effet, trouve à la méiose de cette forme un nombre variable de bivalents qui peut s'élever jusqu'à six, ce qui lui fait également penser que le nombre de base de *Nicotiana* serait six. CHIPMAN et GOODSPEED (1927) signalent par ailleurs un certain nombre de bivalents, dans la forme haploïde de *Tabacum,* qu'ils attribuent au fait d'une adhérence due à des phénomènes purement mécaniques. LAWRENCE (1931) a interprété tout différemment cette association qu'il considère comme un appariement secondaire (sans formation de chiasmata) des chromosomes homologues.

Il nous semble également que les associations diverses que nous avons décrites sont le résultat d'une affinité partielle existant entre certains monovalents et bivalents, ou entre monovalents eux-mêmes, déterminant ainsi des groupements divers; ceux-ci ne doivent pas être confondus avec les véritables formations trivalentes ou polyvalentes qui sont l'association intime (avec chiasmata) de tous les éléments constitutifs. Ce dernier type de formation qui présuppose l'homologie complète de tous les constituants a été rencontré dans les hybrides des générations ultérieures où il sera décrit.

D'autres particularités dans le comportement méiotique de la F_1 ont été trouvées : les monovalents n'ont pas de mouvement propre, ils n'émigrent vers les pôles que parce qu'ils sont

entraînés par les partenaires des bivalents dissociés; ceux qui ne l'ont pas été restent au milieu du fuseau; ils présentent alors une ébauche de division et peuvent souvent se diviser, les deux moitiés se dirigeant alors vers les pôles par leur propre mouvement. La présence de fragments fonctionnels ou passifs, la formation de ponts anaphasiques d'un type très caractéristique, nous font penser que de nombreux échanges s'effectuent entre les éléments appariés. Les anaphases homéotypiques comportent, elles aussi, des irrégularités, notamment une élimination de chromosomes, de sorte qu'il est difficile de prévoir la fréquence de la distribution numérique des chromosomes chez les gamètes. L'examen de la F_2 nous permettra de voir quels sont les types de gamètes viables que peut ainsi donner la F_1.

IV. — LA SÉGRÉGATION PHÉNOTYPIQUE ET CHROMOSOMIQUE EN F_2

Les quelques bonnes graines récoltées en F_1 par autofécondation, donnent une population F_2 dont les divers types sont phénotypiquement très distincts les uns des autres. La planche V *a* indique par exemple la disjonction de la forme et de la couleur des fleurs : entre celles qui se rapprochent du type *Purpurea* et celles du type *Sylvestris,* on trouve toute une gamme de fleurs à caractères plus ou moins intermédaires. Les feuilles (pl. V *b*) montrent également une grande variété d'aspects; on peut trouver autant de formes que de pieds différents.

Un grand nombre de pieds sont entièrements stériles; ils demeurent nains ou au contraire sont bien développés, mais leurs fleurs tombent avant la maturité; il en est cependant certains, plus équilibrés apparemment, qui fleurissent normalement donnant des graines dont quelques-unes sont bonnes. Notre examen cytologique a porté principalement sur ces derniers types comme étant les seuls à présenter un intérêt évolutif; choisis en effet comme porte-graines, ils constituent le point de départ des lignées futures.

EXAMEN CYTOLOGIQUE DE QUELQUES TYPES VOISINS DU PARENT TABACUM

A. — Hybrides partiellement fertiles choisis comme porte-graines

P. G. n° 2, type à fleurs rouges. — Cet hybride se caractérise par des fleurs rouges à pétales acuminés. Les feuilles sont très nettement pétiolées, ce qui constitue un caractère nouveau n'existant chez aucun des parents.

L'étude cytologique des cellules-mères des grains de pollen montre l'organisation d'une plaque équatoriale avec vingt-

deux chromosomes bivalents et la présence de deux monovalents occupant des positions variables sur le fuseau; ces derniers sont tantôt dans le plan équatorial, liés par leurs extrémités aux bivalents (fig. 12 *a*), tantôt en dehors de celui-ci

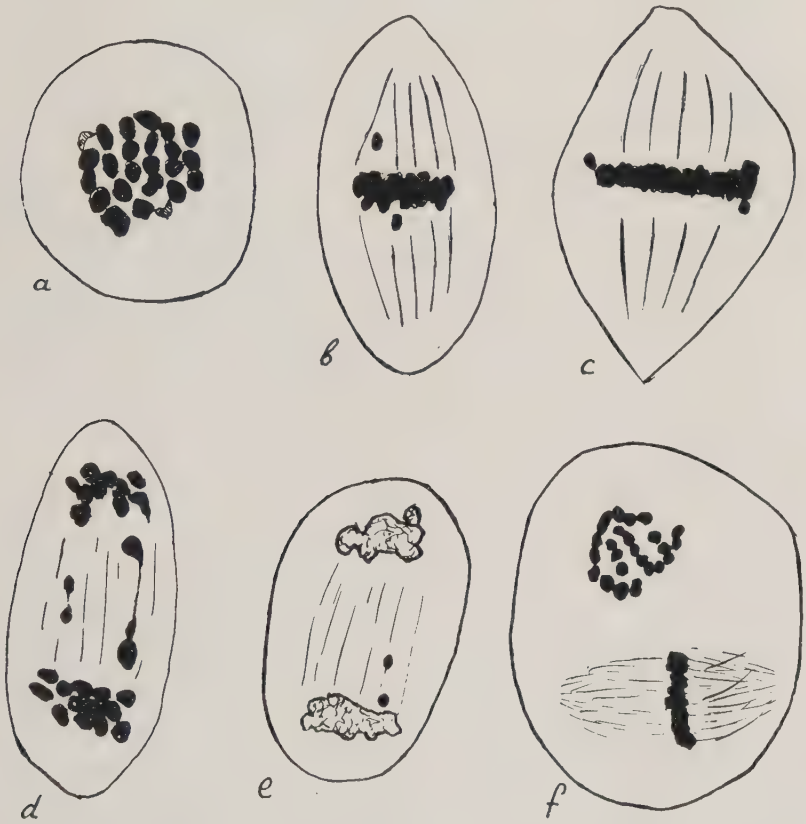


Fig. 12. — Méiose du P. G. n° 2 en F_2 de *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris*. — *a*, MI ($22_{II} + 2_I$). — *b*, *c*, MI en vue de profil où l'on repère les deux monovalents. — *d*, *e*, fin d'anaphases. — *f*, MII avec vingt-quatre chromosomes.

(fig. 12 *b*); ils ont une forme de petit croissant nettement reconnaissable en vue polaire (fig. 12 *a*); en vue de profil, on les voit sous forme de petits corps ronds (fig. 12 *c*); lorsqu'ils se trouvent en plaque équatoriale, ils occupent toujours une position périphérique.

Le « P. G. n° 2 » possède par conséquent quarante-six chro-

mosomes ($22_{II} + 2_I$), soit deux chromosomes de moins que le parent *Tabacum*.

En première anaphase de maturation, les bivalents se disjoignent normalement, mais forment de nombreux ponts; les monovalents sont entraînés vers les pôles ou demeurent retardataires, subissant dans ce dernier cas une division. Sur la figure 12 *d*, on voit simultanément la disjonction d'un bivalent formant un pont de chromatine ainsi que la division d'un monovalent attardé au niveau du plan équatorial.

En première télophase, 35 p. 100 des cellules environ présentent des extrusions chromatiques dans leur cytoplasme (fig. 12 *e*); le plus grand nombre de ces cellules contiennent un monovalent, ou son dérivé après division. Les secondes métaphases de maturation ont des nombres variables : les chromosomes sous forme de petits corps ronds sont au nombre de vingt-deux, de vingt-trois ou de vingt-quatre (fig. 12 *f*) suivant que les monovalents se répartissent chacun vers un pôle (distribution 23 + 23 en admettant qu'il n'y ait pas de retardataires) ou sont entraînés tous les deux vers un seul pôle (distribution 22 + 24).

Les anaphases homéotypiques comportent souvent des retardataires.

La présence constante dans cette espèce de $22_{II} + 2_I$ nous amène à formuler l'hypothèse suivante quant à son origine. En admettant que les douze bivalents (12 ss) (1) disposés en M_I à la F_1 se disjoignent normalement, supposons que onze des douze monovalents désignés par les lettres A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, *K* et *L* soient entraînés vers un seul pôle; il se formera ainsi une gamète à 12 s + A + B + C + D + E + F + G + H + I + J + *K*, soit de vingt-trois chromosomes. Si tout se passe normalement à l'anaphase homéotypique, on peut par le même procédé envisager la formation d'un gamète à 12 s + A + B + C + D + E + F + G + H + I + J + *L*. L'union de ces deux gamètes ainsi constitués donnera en F_2 l'hybride qui aurait pour formule :

$$\begin{array}{cccccccccccccccccccccc} 12\,s & & A & & B & & C & & D & & E & & F & & G & & H & & I & & J & & & & \\ — & + & — & + & — & + & — & + & — & + & — & + & — & + & — & + & — & + & — & + & — & + & K & + & L \\ 12\,s & & A & & B & & C & & D & & E & & F & & G & & H & & I & & J & & & & \end{array}$$

(1) s indique les chromosomes d'origine *Sylvestris;* on sait, en effet (Goodspeed et Clausen, 1928), que douze chromosomes de *Tabacum* s'associent aux douze chromosomes de *Sylvestris* auxquels ils sont homologues pour former en F_1 douze bivalents (12 ss).

soit $22_{II} + 2_I$. Une vérification de cette hypothèse pourrait être faite par l'examen de la descendance; en effet, les gamètes formés en F_2 doivent avoir pour formule chromosomique une des quatre combinaisons suivantes : 22 + K, 22 + L, 22 + K + L et 22; en F_3, on doit par conséquent rencontrer les six formules suivantes en plaque équatoriale (M_I) : 22_{II} (44 chromosomes), $22_{II} + 1_I$ (45 chromosomes), $22_{II} + 2_I$ (46 chromosomes), 23_{II} (46 chromosomes), $23_{II} + 1_I$ (47 chromosomes) et 24_{II} (48 chromosomes).

Il convient toutefois de signaler qu'on doit tenir également compte des nombreuses irrégularités (élimination ou division des monovalents), ainsi que des changements structuraux apportés aux chromosomes au cours des divers échanges.

Le nombre des tétrades accompagnées de microcytes a été évalué chez ce type approximativement à 10-15 p. 100; il est légèrement inférieur à celui de la F_1.

En F_3, la descendance est encore très hétérogène; cependant les fleurs pourpres et les feuilles pétiolées dominent sans que ces deux caractères soient toujours associés.

P. G. n° 1, type à fleurs roses.— Il s'agit d'un type à fleurs rose clair et à pétales acuminés. Les feuilles sont presque sessiles, pointues à nervure inclinée.

Les M_{II} totalisent ensemble quarante-six chromosomes; ce type a par conséquent le même nombre chromosomique que le précédent; l'étude de son comportement méiotique montre cependant un plus grand nombre d''irrégularités. C'est ainsi qu'en M_I on voit tantôt deux monovalents liés aux bivalents de la plaque, tantôt trois, souvent un des monovalents paraît de taille considérablement réduite, prenant la forme d'un petit fragment (fig. 13 *a*). Occasionnellement un des monovalents se soude intimement à un bivalent pour former un véritable trivalent.

Sur la figure 13 *b*, les deux monovalents sont en dehors du plan équatorial. La figure 13 *c* montre deux M_{II} en vue polaire, l'une à vingt-deux, l'autre à vingt-quatre chromosomes. Dans l'une d'elles, on remarque que le monovalent de la M_I est reconnaissable par sa forme caractéristique de petit croissant qu'il possède encore en M_{II}, probablement par suite de sa liaison avec les partenaires des bivalents auxquels il était soudé en M_I. Sur la figure 13 *e*, on voit vingt-trois chromosomes en M_{II}, dont un en dehors du plan; sur la figure 13 *f*,

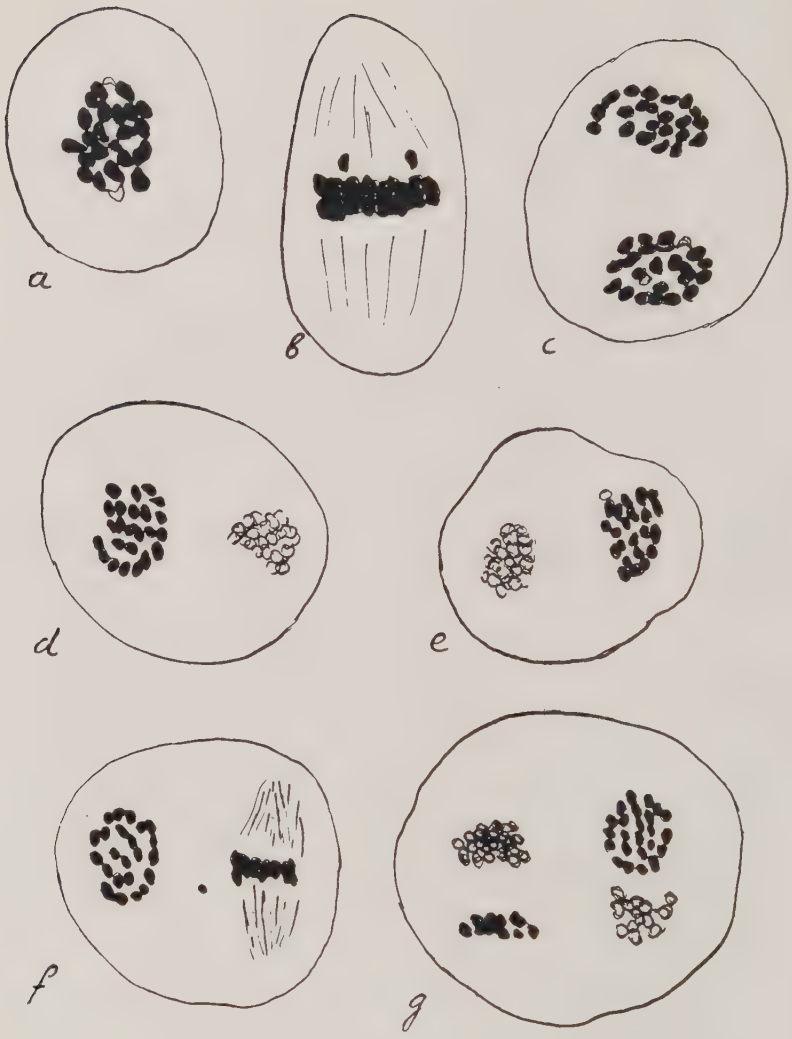


Fig. 13. — Méiose de P. G. n° 1 en F_2 de *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris*. — *a*, M_I ($22_{II} + 2_I$). — *b*, M_I, les deux monovalents sont en dehors de la plaque. — *c*, M_I : 22 + 24 chromosomes. — *d*, *e*, *f*, M_{II}. — *g*, fins d'anaphases homéotypiques.

on compte également vingt-trois chromosomes, dans le cytoplasme on trouve un fragment, probablement un dérivé de monovalent.

Bien que les anaphases homéotypiques comportent un certain nombre d'irrégularités, notamment des chromosomes retardataires ainsi que des ponts chromatiques, on peut envisager la formation possible de gamètes à vingt-quatre chromosomes puisque nous avons trouvé ce chiffre en MII (fig. 13 *d*) et en fin d'anaphase homéotypique en vue polaire (fig. 13 *g*).

On peut donc prévoir, comme dans le cas du P. G. n° 2, une descendance à nombre chromosomique numériquement instable (types à quarante-quatre, quarante-cinq, quarante-six, quarante-sept et quarante-huit chromosomes). La F_3 est phénotypiquement très hétérogène, cependant tous les pieds ont des fleurs rose clair, des feuilles sessiles et sont généralement grands; son étude cytologique reste à faire.

B. — Hybrides relativement moins fertiles que les précédents

PS 55, type à fleurs roses et à pétales acuminés. — Les MI présentent des plaques équatoriales où les chromosomes se disposent en un certain nombre de groupements divers, tandis que des éléments monovalents occupent des positions variables sur le fuseau. Sur la figure 14 *b*, nous comptons par exemple seize formations dans le plan équatorial dont 15II et 1III, et onze monovalents en dehors de la plaque; sur la figure 14 *a*, on trouve 19II dans le plan équatorial et cinq ou six monovalents en dehors de ce plan; d'autres configurations ont été également rencontrées, par exemple des plaques avec dix-huit, dix-sept et seize bivalents. Des trivalents et même des tétravalents ont été parfois trouvés. Le nombre somatique (2 n) de cet hybride semble être quarante-quatre.

La figure 14 *c* représente une cellule polyploïde; on y compte un nombre élevé de chromosomes, environ quarante-huit; il semble qu'on soit en présence d'un cas de fusion de deux noyaux de cellules-mères voisines, car on y reconnaît encore aussi bien des éléments bivalents que des éléments monovalents en forme de croissant; nous verrons chez nos hybrides des générations suivantes des cas nombreux de polyploïdie et nous décrirons plus en détail leur origine.

Les anaphases sont intéressantes à étudier, elles nous révèlent de nombreuses irrégularités dues au mode de conjonction des chromosomes associés. Dans les vues de profil de la

figure 14 *(d* et *e)*, on peut reconnaître la disjonction des formations trivalentes; sur la figure 14 *d*, les partenaires de deux

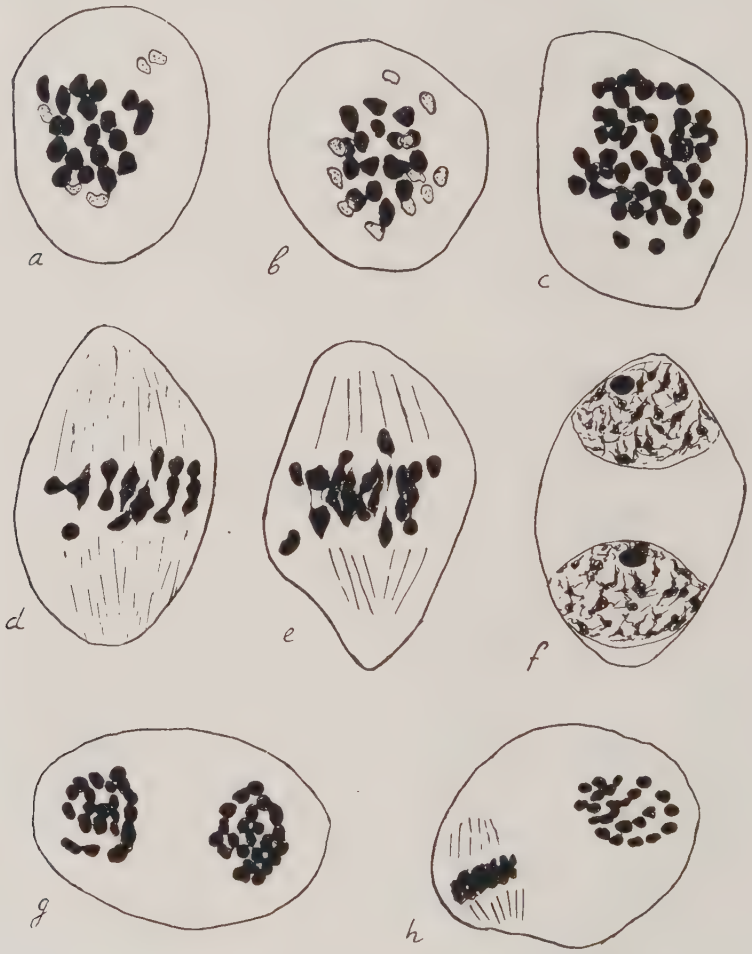


Fig. 14. — Méiose du type P. S. 55 *(Purpurea* × *Sylvestris* F_2*)*. — *a*, *b*, MI, les formations disposées dans le plan équatorial sont dessinées en noir. — *c*, MI à nombre polyploïde de chromosomes. — *d*, *e*, début d'anaphase I où l'on trouve des monovalents, bivalents et trivalents. — *f*, télophase I avec apparition d'un nucléole. — *g*, *h*, MII.

trivalents sont en voie de séparation, un monovalent en dehors du plan a la forme d'un petit corps rond, un autre situé dans

le plan équatorial est soudé par son extrémité à une formation bivalente. La disjonction d'un bivalent en figure 14 *e* montre la formation d'un pont avec un fragment.

Les vues de profil montrent souvent des monovalents situés en dehors de la plaque, associés entre eux comme dans le cas de la F_1.

La télophase I chez cet hybride est très prolongée et les chromosomes subissent une déchromatinisation intense: des filaments s'anastomosent pour donner l'apparence d'un réseau. L'apparition constante d'un nucléole à ce stade (fig. 14 *f*) constitue une particularité tout à fait nouvelle que nous n'avons signalée ni chez les parents, ni chez les autres hybrides. Les MII présentent des nombres variables; nous avons trouvé la distribution 21 + 23 (fig. 14 *g*) ainsi que certaines plaques avec vingt-quatre chromosomes (fig. 14 *h*).

Le comportement méiotique de cet hybride comparé à celui des types précédents (P. G. n° 1 et n° 2) montre donc une grande variabilité dans l'aspect des configurations chromosomiques en MI.

La présence de véritables formations trivalentes et tétravalentes constitue une particularité cytologique très significative, car elle présuppose l'existence, à triple ou quadruple exemplaire, de chromosomes ayant des régions suffisamment homologues pour former des chiasmata; nous sommes donc en présence de caryotypes profondément remaniés, probablement par les divers interéchanges segmentaires ou d'autres modifications structurales ou numériques survenues au cours de la méiose de la F_1 et qui se continuent en F_2; on peut s'attendre à ce que de nouveaux types de chromosomes soient créés par ce processus, ce qui semble être confirmé à première vue par les variations volumétriques apportées aux bivalents des différentes lignées étudiées en F_3 (bivalents de taille très réduite affectant la forme de petits fragments, bivalents de très grande taille).

Bien que cet hybride ait un degré très faible de fertilité, l'étude de sa microsporogénèse laisse entrevoir la formation possible de quelques gamètes viables à nombres chromosomiques voisins de vingt-quatre.

Type F_2 à fleurs rouges. — Cet hybride a le même nombre chromosomique (2 n = 46) que celui des porte-graines P. G. n° 1 et n° 2, mais les MI présentent des configurations toutes

différentes et très variables; on y trouve constamment un trivalent plus un nombre variable de bivalents, dix-sept, dix-huit, dix-neuf ou vingt. Le nombre des monovalents en indépendance complète est généralement de deux, les autres étant simplement liés aux bivalents de la plaque par un filament Feulgen-positif. Sur la figure 15 *a*, on compte $19_{II} + 1_{III} + 4_I$, ces derniers étant en dehors du plan équatorial; la figure 15 *c* nous donne une autre métaphase avec $20_{II} + 1_{III} + 3_I$; la figure 15 *b* est une vue de profil où l'on reconnaît les deux monovalents en dehors de la plaque équatoriale.

Les anaphases en vue de profil montrent que la majorité

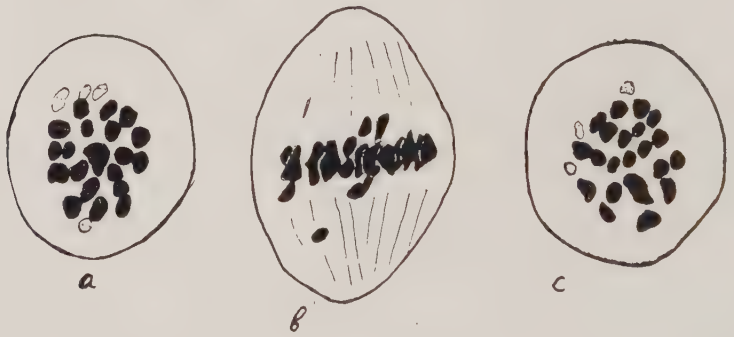


Fig. 15. — Méiose du type F_2 *(Purpurea* × *Sylvestris)* à fleurs rouges. — *a*, M_I ($19_{II} + 1_{III} + 4_I$). — *b*, M_I, vue de profil avec deux monovalents en dehors du plan équatorial. — *c*, M_I ($20_{II} + 1_{III} + 3_I$).

des bivalents présentent des chiasmata intermédiaires, trois ou quatre seulement ont des chiasmata terminaux.

Tout en ayant le même nombre chromosomique que les P. G. n° 1 et n° 2, cet hybride est caractérisé par une microsporogénèse plus irrégulière par suite de la présence d'un plus grand nombre de monovalents; ceux-ci étant distribués inégalement aux deux pôles ou le plus souvent éliminés, il en résulte, comparativement à la microsporogénèse des deux porte-graines, la formation d'un plus grand nombre de gamètes à formule chromosomique numériquement déficiente et, par là, un degré de fertilité moins élevé; en outre de cette distribution numérique irrégulière des monovalents, il y a lieu de considérer la formation abondante de ponts et de fragments résultant du mode anormal de chiasmatypie (abondance de

chiasmata intermédiaires incomplets) ainsi que la disjonction souvent irrégulière des éléments trivalents.

EXAMEN CYTOLOGIQUE D'UN TYPE VOISIN DE N. SYLVESTRIS

L'hybride PS 52 F_2 est phénotypiquement très voisin de *Sylvestris;* de taille moins développée, il a des feuilles plus ovales, plus courtes et plus dressées.

L'étude cytologique nous a révélé la présence d'un chromosome surnuméraire; en effet, en MI on trouve 12II + 1I. Les bivalents ont dans l'ensemble la taille de ceux que nous avons dessinés chez le parent *Sylvestris*. Cet hybride semble donc dériver de la fusion de deux gamètes ayant respectivement douze et treize chromosomes; nous avons vu, en F_1, des secondes métaphases de maturation avec des nombres de chromosomes voisins de quatorze; par ailleurs, au cours des anaphases homéotypiques, nous avions constaté la présence de chromosomes retardataires notamment parmi les monovalents; on peut donc envisager la formation possible, en F_1, de gamètes à douze et treize chromosomes par suite de l'élimination successive des chromosomes monovalents au cours des deux anaphases de maturation; dans le cas examiné, le treizième chromosome serait probablement d'origine *Tabacum,* appartenant à la série des monovalents.

Comportement du monovalent. — Le monovalent est reconnaissable par sa forme et sa taille dès le stade de diacinèse; sur la figure 16 *a,* on le voit au milieu de la cellule; de condensation rapide, il se présente sous la forme contractée d'un petit corps rond. Plus tard, en MI, il se présente tantôt dans le plan équatorial à côté d'un bivalent normal, situé vers la périphérie et affectant la forme d'un croissant (fig. 16 *c*), tantôt en dehors du plan, à mi-chemin du pôle et de la plaque, ou près de la plaque (fig. 16 *d*). Rarement (deux ou trois fois sur une centaine de métaphases observées) nous l'avons trouvé intimement fusionné avec un bivalent de la plaque, de sorte que celle-ci contenait 11II + 1III (fig. 16 *b*). En anaphase, le monovalent émigre généralement vers un pôle. La figure 16 *e* montre la disjonction normale des douze bivalents, dont la plupart (dix sur douze) présentent des chiasmata terminaux, ainsi que la position occupée par le monovalent

sur le fuseau. Lorsqu'il y a présence d'un trivalent, les partenaires de celui-ci se séparent régulièrement, entraînant le monovalent vers un pôle. Dans quelques cas, nous avons rencontré le monovalent, attardé au milieu du fuseau, en train de se diviser.

Au stade de télophase I, on rencontre rarement des extrusions chromatiques dans le cytoplasme.

Les MII totalisent généralement 12 + 13 (fig. 16 *f*) chromosomes. Les tétrades sont normales et ne contiennent pas de micronoyaux.

FIG. 16. — Méiose d'un type F_2 *(Purpurea* × *Sylvestris)* voisin de *N. Sylvestris*. — *a*, diacinèse (le monovalent est au milieu de la cellule). — *b*, MI ($11_{II} + 1_{III}$). — *c*, MI ($12_{II} + 1_{I}$). — *d*, MI (vue de profil), le monovalent est repérable à gauche. — *e*, début d'anaphase I, le monovalent est reconnaissable à droite. — *f*, MII (12 + 13 chromosomes).

On voit donc dans l'ensemble du comportement méiotique de cet hybride que la présence d'un chromosome surnuméraire n'y cause aucun trouble sérieux. La formation de gamètes à

douze et treize chromosomes nous permet d'envisager la production en F_3 de types à vingt-quatre chromosomes (12_{II}), forme identique au parent *Sylvestris;* à vingt-cinq chromosomes ($12_{II} + 1_I$), type instable identique à l'hybride F_2; et à vingt-six chromosomes (13_{II}), forme nouvelle.

CONSIDÉRATIONS SUR LA F_2

Les hybrides P. G. n° 1, P. G. n° 2, PS 55, F_2 Rg, se rapprochent phénotypiquement du parent *Tabacum,* mais présentent certaines différences aussi bien avec le parent *Tabacum* qu'entre eux (fleurs rouges ou roses, feuilles pétiolées ou presque sessiles, pétales acuminés, types grands ou petits). Leur nombre chromosomique (2 n = 44 ou 46) est hypoploïde, le nombre diploïde de *Tabacum* étant 2 n = 48. Ils semblent dériver de la fusion de gamètes de F_1 ayant des nombres voisins de vingt-trois chromosomes. Leur degré de fertilité dépend du comportement méiotique de leurs chromosomes.

1° Les hybrides P. G. n° 1 et P. G. n° 2 à quarante-six chromosomes sont relativement plus fertiles que les hybrides PS 55 et F_2 Rg; l'étude cytologique nous montre chez les premiers la présence d'un nombre élevé et stable de bivalents en MI avec un nombre faible et constant de monovalents ($22_{II} + 2_I$); il s'ensuit une microsporogénèse entraînant la formation d'un grand nombre de gamètes viables à vingt-trois et vingt-quatre chromosomes.

L'origine en F_2 d'hybrides à comportement analogue à celui des porte-graines choisis présuppose l'union, en F_1, de gamètes ayant un nombre élevé de chromosomes homologues (vingt-deux dans le cas examiné), ce qui pourrait résulter d'une répartition régulière vers les pôles, au cours de la méiose de la F_1, des éléments monovalents et des partenaires des bivalents.

2° La méiose des types PS 55 et F_2 Rg est d'un type différent. La formule chromosomique en MI est variable d'une plaque à l'autre; la présence en métaphase hétérotypique de dispositifs chromosomiques à groupements divers (15, 16, 17, 18 ou 19_{II}, présence de trivalents ou de tétravalents, nombre élevé de monovalents) indique que ces hybrides dérivent de la fusion en F_1 de gamètes dont les chromosomes homologues ont probablement subi des modifications structurales (échanges

segmentaires, duplication, translocation, etc.), affectant leur mode de synapsis. De nombreuses autres irrégularités caractérisent la méiose de ces hybrides (ponts anaphasiques, fragments, extrusions, etc.), ce qui expliquerait leur faible fertilité; il y a lieu cependant d'espérer de la part de ces pieds la formation de quelques gamètes à vingt-trois et vingt-quatre chromosomes, puisque nous avons trouvé ces chiffres en MII.

Du point de vue évolutif, ces hybrides présentent une certaine importance; s'ils sont moins fertiles que les précédents, ils offrent par contre l'avantage de donner quelques gamètes viables dont les chromosomes présentent une nouvelle composition et, par là, la possibilité de fournir des individus à caryotype nouveau.

3° La présence parmi les descendants de la F_2 d'un phénotype très voisin de *Sylvestris*, dont le PS 52 est un exemple, prouve qu'il est possible d'envisager la formation, en F_1, de gamètes viables à nombre chromosomique voisin de douze (douze et treize dans le cas examiné), par suite d'une seconde élimination des chromosomes retardataires lors de l'anaphase homéotypique. Ces types très fertiles semblent se stabiliser rapidement et marquent un retour à la forme parentale.

4° De nombreuses autres formes en F_2, à caractères morphologiques plus ou moins intermédiaires entre ceux des parents, sont complètemnt stériles; leur méiose n'a pu être étudiée, mais l'examen de leur mitose somatique nous a montré la présence de nombres chromosomiques voisins de quarante; ayant un caryotype mal équilibré, ces formes manifestent une activité métabolique très différente (nanisme, mauvaise adaptation aux conditions écologiques, faible résistance aux maladies à virus, chute prématurée des fleurs, par exemple) et sont par conséquent vouées à la disparition complète.

V. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DE QUELQUES HYBRIDES EN F_3

Les populations F_3 sont encore très hétérogènes, aussi l'étude cytologique a porté principalement sur la méiose des porte-graines.

Lignée 400 $F_3/1$

Le porte-graines a une hauteur de 1 m. 40 (pl. VI *a*) ; les feuilles vert clair sont légèrement dressées; elles sont acu-

Fig. 17. — Méiose de la lignée 400 $F_3/1$. — *a*, MI avec 24II de tailles différentes. — *b*, anaphase I avec formation de ponts et de fragments. — *c*, fin d'anaphase I avec deux fragments dans le cytoplasme.

minées et ont une nervation ouverte de 70 à 80°. L'inflorescence est lâche; les fleurs sont roses à limbe légèrement étoilé.

Cet hybride a quarante-huit chromosomes qui forment régulièrement, en MI, une plaque de vingt-quatre bivalents; ceux-ci offrent entre eux de grandes différences de taille et de forme; sur la figure 17 *a*, on compte approximativement une dizaine de petits bivalents disposés au milieu de la plaque tandis que les autres, de taille beaucoup plus grande et de forme variable, sont généralement situés vers la périphérie;

on remarque chez cet hybride que la taille des petits bivalents est égale ou inférieure à celle des monovalents que nous avons rencontrés en F_1 et F_2. Cependant, il devient facile de ne pas confondre ces deux sortes de formations si l'on considère, d'une part, que ces bivalents de petite taille sont toujours disposés dans le plan équatorial et présentent une disjonction synchrone avec celle des autres bivalents et que, d'autre part, les éléments monovalents sont généralement en dehors du plan équatorial ou, s'ils sont situés dans celui-ci, présentent presque toujours une forme de petit croissant et restent au niveau de la plaque après la disjonction des bivalents, ne se divisant que tardivement.

Aux anaphases hétérotypiques (fig. 17 *b*), on rencontre fréquemment des ponts et des fragments (fig. 17 *c*). Certains des bivalents qui se disjoignent donnent des dérivés dissemblables de taille et de forme; on pourrait attribuer ce fait à une séparation irrégulière des partenaires, résultant probablement de leur mode de chiasmatypie.

Dans certains cas, nous avons trouvé une formation fréquente de noyaux de « restitution »; les chromosomes disjoints à l'AI, au lieu de se diriger vers les pôles, forment un seul groupe de chromosomes qui entrent en télophase; il en résulte la constitution de noyaux polyploïdes qui pourraient donner des diades au lieu de tétrades.

Les autres stades sont normaux; les MII présentent vingt-quatre chromosomes avec également des différences de taille marquées; en F_4, la descendance est encore hétérogène; les pieds à fleurs roses et à feuilles sessiles ont cependant des caractères *Purpurea* plus accusés.

Lignée 134 $F_3/1$

Le porte-graines a, comme le précédent, une taille de 1 m. 40 et des feuilles de couleur vert clair, mais celles-ci au lieu d'être dressées sont retombantes; les entrenœuds sont courts à la base, longs dans le haut. Ainsi que le montre la planche VI *b*, les feuilles sont très étroites, pointues, sessiles à oreilles développées. Nervation à 40°. L'inflorescence est très lâche et les fleurs de couleur rose clair ont un limbe étoilé. La capsule est ovale, allongée.

En métaphase hétérotypique, on compte généralement 24_{II}; des plaques de $23_{II} + 2_I$, plus rarement de $22_{II} + 4_I$, ont pu

être observées; la présence des monovalents est due à l'inappariement des chromosomes homologues; une ou deux paires de chromosomes de cet hybride manifestent, en effet, un très faible degré de synapsis; si ces paires, au cours des stades prophasiques, arrivent à former entre elles des chiasmata, elles demeurent associées en MI, de sorte que les plaques équatoriales ont 24II; si, au contraire, les partenaires de ces paires n'arrivent pas à se conjuguer complètement en formant des chiasmata, ils se séparent en fin de prophase et demeurent monovalents; des cas intermédiaires peuvent également se produire : les partenaires s'apparient incomplètement, mais demeurent associés en MI; ils présentent alors une tendance à se disjoindre prématurément. Ce dernier fait expliquerait les cas nombreux de disjonction précoce d'une paire chromosomique que nous avons rencontrés chez cet hybride; sur la figure 18 *d*, un des petits bivalents présente une disjonction prématurée; ce même cas est observé dans une vue de profil (fig. 18 *c*).

Sur la figure 18 *b* est représentée une paire de chromosomes en asynapsis totale. Les deux monovalents sont situés de part et d'autre de la plaque équatoriale, mais on peut aussi quelquefois les rencontrer d'un seul côté de la plaque.

Sur la figure 18 *a*, on voit trois monovalents ainsi qu'un bivalent non-orienté (en dehors du plan équatorial).

La présence de paires asynaptiques n'entrave pas le comportement méiotique des autres chromosomes; néanmoins, la distribution numérique peut être affectée soit par le retard de ces monovalents, soit par le fait que les deux monovalents d'une paire asynaptique émigrent vers le même pôle, ce qui expliquerait la répartition inégale, 23 + 25 chromosomes, que nous avons rencontrée souvent en MII; une autre particularité intéressante est à signaler chez cet hybride : il s'agit des cas de passage ou migration de chromosomes d'une cellule-mère à l'autre au stade de la métaphase hétérotypique; la figure 18 *h*, par exemple, présente une plaque MI avec trente-trois bivalents au lieu du nombre normal vingt-quatre; si l'on examine la cellule voisine, on voit que celle-ci paraît avortée, les chromosomes s'agglomérant en une masse située du côté de la membrane cellulaire qui sépare les deux cellules-mères; les chromosomes de cette cellule aberrante ont donc passé dans la cellule voisine avant la formation de la cloison séparatrice qui s'est effectuée tardivement; d'après la figure 18 *g*,

FIG. 18. — Méiose de la lignée 134 $F_3/1$. — *a*, *b*, *c*, MI en vue de profil; en *a*, deux monovalents d'une paire asynaptique ainsi qu'un bivalent non-orienté sont en dehors du plan équatorial; en *b*, deux monovalents en dehors de la plaque; en *c*, disjonction précoce d'un bivalent. — *d*, MI en vue polaire avec un bivalent dissocié prématurément. — *e*, MI polyploïde. — *f*, deux MI avec nombres inégaux de chromosomes par suite d'une caryomixie. — *g*, passage de chromosomes d'une cellule à l'autre. — *h*, MI anormales par suite d'une migration de chromosomes d'une cellule à l'autre.

la migration est incomplète pour certains chromosomes qui, « pris » au niveau de la cloison, forment des sortes de constrictions comparables à celles que J. Dufrénoy et A. Dusseau (1938) ont décrites chez *N. Glauca*.

Dans certains cas, ce passage semble s'effectuer plus régulièrement, de façon à ce que s'organisent chez les deux cellules-mères voisines deux plaques hétérotypiques totalisant ensemble 48II, par exemple sur la figure 18 *f*, on a deux plaques MI voisines avec 17II dans l'une et 31 ou 32II dans l'autre, cette dernière ayant reçu l'excédent des bivalents, de la première; nous n'avons pas pu suivre l'évolution de ces cellules à nombres chromosomiques aberrants, la plupart ayant avorté, mais on peut toutefois attacher une certaine importance évolutive à celles qui présentent des plaques bien constituées, par exemple à 25 et 26II. Un cas plus intéressant est celui représenté sur la figure 18 *e* : les deux cellules-mères voisines se sont fusionnées complètement (cytomixie et caryomixie), donnant une seule plaque hétérotypique à nombre double de chromosomes; on compte 41II + 1III + 1IV + deux fragments; cette cellule pourra évoluer normalement en donnant des gamètes hyperhaploïdes.

Les descendants F_4 de cet hybride présentent les mêmes caractères morphologiques, mais les anomalies florales sont fréquentes, on trouve des éperons sur le tube de la corolle.

Lignée 200 F_3/1

Ainsi que le montre la planche VI *c*, ce porte-graines a beaucoup de caractères du type *Virginica :* hauteur 1 m. 40, couleur des feuilles vert foncé, seize feuilles sessiles assez étroites, pointues, en gouttière. Nervation à 60 ou 70°. Inflorescence assez serrée; fleurs rose clair à limbe étoilé.

En F_4, ce porte-graines a donné une descendance encore hétérogène, mais les caractères *Virginica* subsistent.

Etude cytologique. — Le nombre somatique (2 n) de cet hybride semble être quarante-sept, chiffre trouvé en additionnant les MI d'une même cellule; en métaphase hétérotypique, on trouve généralement vingt-deux formations dont deux polyvalentes (un tétravalent et un trivalent). La figure 19 *a* montre une MI avec 20II + 1III + 1IV; le tétravalent, lors de l'anaphase, se disjoint en donnant successivement deux, puis

quatre éléments, de sorte que chaque pôle reçoit deux chromosomes; le trivalent semble composé d'un bivalent normal auquel est lié intimement un monovalent de petite taille que l'on peut aisément apercevoir, au début d'anaphase, dans une vue de profil, se dirigeant le premier vers le pôle (fig. 19 *b*).

Ce mode de disjonction des deux formations polyvalentes

Fig. 19. — Méiose de la lignée 200 F_3/1. — *a*, MI avec $20_{II} + 1_{III} + 1_{IV}$. — *b*, MI en vue de profil montrant le trivalent. — *c*, MI à nombre polyploïde de chromosomes dont trois monovalents. — *d*, formation d'une tétraspore diploïde. — *e*, *f*, anaphases I avec formation de ponts et de fragments.

expliquerait l'abondance des MII avec la distribution 23 + 24. Dans certains cas cependant, les trois chromosomes du tétravalent, ainsi que deux du trivalent, peuvent être dirigés vers un seul pôle; il en résulte alors des gamètes à vingt-deux et vingt-cinq chromosomes.

En anaphase, on peut signaler divers cas de rupture de ponts anaphasiques :

1° Le pont est un simple filament unissant les deux moitiés symétriques d'un bivalent, la rupture du pont n'entraîne pas la formation d'un fragment;

2° Les deux chromosomes se séparant forment un pont avec un renflement central, la rupture du pont entraîne généralement la formation d'un fragment;

3° La disjonction de certains bivalents forme un pont avec deux renflements; les chromosomes ainsi séparés sont dissemblables de forme et de taille, la rupture du pont peut entraîner la formation de un ou deux fragments (fig. 19 *e* et *f*).

Les irrégularités, comme la présence de fragments et l'expulsion de chromosomes, affectent un pourcentage peu élevé de cellules (environ 15 p. 100); dans la majorité des cas (85 p. 100), les noyaux-fils contiennent le nombre normal de chromosomes.

Des cas de noyaux polyploïdes doivent être signalés au cours de la méiose de cet hybride; la figure 19 *c* représente une plaque MI où l'on compte plus de 40II et trois ou quatre monovalents; cette cellule-mère polyploïde dérive très certainement de la fusion de deux cellules voisines, comme dans le cas de l'hybride précédent. Un autre cas de polyploïdie est représenté sur la figure 19 *d*, au stade tétrade, où l'on trouve trois noyaux au lieu de quatre; l'un d'eux contient un nombre élevé de chromosomes (on en compte environ quarante), dépassant de beaucoup le nombre haploïde des tétraspores normales; l'origine de ce noyau diploïde doit être attribuée à l'arrêt du mouvement des chromosomes lors de l'anaphase homéotypique; ceux-ci, au lieu d'émigrer vers les pôles, entrent en télophase, formant un seul noyau à nombre diploïde de chromosomes.

Lignée 56 F_3

Cette lignée à fleurs blanches est apparemment homogène et très voisine du type *Sylvestris;* cependant, les feuilles sont moins resserrées à la base de la tige et présentent un rétrécissement de limbe à la base.

L'étude cytologique nous montre la présence, dans les cellules-mères des grains de pollen, de douze bivalents en MI, de même grosseur et de même forme que ceux du parent *Sylvestris* (fig. 20 *b*).

Au début de la diacinèse, les gemini forment de nombreux

chiasmata. Sur la figure 20 *a*, on en compte vingt-quatre dont quatre intermédiaires; vers la fin de la diacinèse, ce nombre baisse et, en méta-anaphase, on n'en compte plus que seize dont un intermédiaire (fig. 20 *c* et *d*). Le nombre total de chiasmata de cet hybride est par conséquent plus élevé que celui du parent *Sylvestris;* il suffit d'ailleurs de comparer les figures 5 *b* et 20 *d* pour s'en apercevoir; tandis que chez *Sylvestris* (fig. 5 *b*), à ce même stade, il n'y avait qu'une paire de chromosomes à deux chiasmata terminaux, chez l'hybride 56 F_3 on en trouve quatre paires.

Fig. 20. — Méiose de la lignée 56 F_3. — *a*, diacinèse. — *b*, MI avec douze bivalents. — *c*, début d'anaphase. — *d*, chromosomes de la figure 20 *c* dessinés séparément; on compte seize chiasmata dont quinze terminaux et un intermédiaire.

Les autres stades sont normaux et en TI, nous n'avons constaté la présence de fragments ou autres extrusions, dans le cytoplasme, que dans un faible pourcentage de cas (4 p. 100). Les secondes métaphases de maturation ont toutes douze chromosomes.

L'hybride 56 F_3 dérive très probablement d'un type voisin de PS 52 F_2 où nous avons décrit la formation possible de gamètes du type parental *Sylvestris* à douze chromosomes; l'hybridité a cependant apporté quelques modifications structurales aux chromosomes, entraînant un mode de conjonction différent pour certaines paires chromosomiques et s'extériorisant par le nouvel aspect des feuilles.

CONSIDÉRATIONS SUR LA F_3

Les populations F_3 sont très hétérogènes, mais certains types (400 F_3/1, 134 F_3/1) présentent déjà le nombre chromosomique 2 n = 48 de l'espèce *N. Tabacum*. Ils semblent dériver de la fusion de gamètes de F_2 à vingt-quatre chromosomes; l'étude de leur méiose révèle la présence, en MI, généralement de 24II présentant parfois des différences volumétriques très accusées, des configurations irrégulières résultant du non-appariement (asynapsis) de certaines paires de chromosomes homologues, et diverses autres anomalies expliquent la production, en dehors de gamètes normaux à vingt-quatre chromosomes, de gamètes viables à vingt-trois et vingt-cinq chromosomes. La F_4 issue de ces hybrides est encore hétérogène.

La présence, en métaphase hétérotypique du type 200 F_3/1 à quarante-sept chromosomes, de formations polyvalentes, semble indiquer qu'il dérive de la fusion de gamètes de F_2 contenant des chromosomes homologues en triple ou quadruple exemplaire; la formation de ce genre de gamètes, que nous avons rencontrée chez le type PS 55 en F_2, présuppose des interéchanges segmentaires ou d'autres modifications susceptibles de créer, au cours de la méiose des F_1 et F_2, ce type de polyhomologie chez les chromosomes des gamètes. La microsporogénèse de l'hybride 200 F_3/1 indique en outre la formation de divers types de gamètes à vingt-deux, vingt-trois, vingt-quatre et vingt-cinq chromosomes.

Du point de vue phénotypique, cet hybride montre un ensemble de caractères du type *Virginica* (une des quatre sous-espèces de *N. Tabacum*) qui le différencient nettement du type *Purpurea*. Les descendants (F_4) de cet hybride maintiennent les caractères du type *Virginica*.

L'hybride 56 F_3 est un type étroitement voisin de *N. Sylvestris*. Sa haute fertilité s'accompagne d'une microsporogénèse normale avec formation de gamètes à douze chromosomes.

VI. — ETUDE DE QUELQUES LIGNÉES STABILISÉES OU EN VOIE DE STABILISATION

Lignée A 26-26 F_7

Lignée encore hétérogène à phénotype *Tabacum;* les pieds ont cependant des feuilles sessiles et des fleurs blanches à limbe pentagonal. Nous avons étudié la méiose de quelques types choisis au hasard. Les MI ont généralement 24II; nous avons trouvé en outre des plaques avec 21II + 2III, les partenaires d'une paire chromosomique s'étant associés à deux bivalents pour former deux trivalents de forme plus ou moins

Fig. 21. — Méiose de la lignée A 26-26 F_7. — *a*, MI avec 21II + 2III. — *b*, MII dont l'une en vue polaire avec vingt-cinq chromosomes. — *c*, MII dont l'une à vingt-trois chromosomes.

triangulaire (fig. 21 *a*) ; 70 à 80 p. 100 des plaques équatoriales en MI sont normalement constituées avec 24II : les cas anormaux comprennent des configurations de 21II + 2III et 22II + 1III + 1I. En vue de profil, 10-15 p. 100 des cellules au stade de métaphase hétérotypique présentent des cas de disjonction précoce d'un bivalent ou d'inappariement complet de certains homologues.

En MII, on trouve des plaques avec vingt-trois, vingt-quatre et vingt-cinq chromosomes; la présence des nombres vingt-trois et vingt-cinq (fig. 21 *c* et *b*) s'explique par le comportement des monovalents appartenant à des paires asynaptiques

et par le mode de distribution des chromosomes appartenant à des formations trivalentes et tétravalentes.

Lignée A 24-19 F_{13}

Assez homogène, cette lignée se caractérise par son port dressé. Les feuilles à pointes retombantes sont sessiles, allongées, formant légèrement gouttière. L'inflorescence est assez lâche et les fleurs sont de couleur rose (caractères *Virginica*).

En MI, nous avons trouvé vingt-quatre chromosomes bivalents et nous n'avons pas rencontré d'irrégularités au cours de la méiose. La planche VII *a* représente la descendance F_{14} issue du porte-graines examiné.

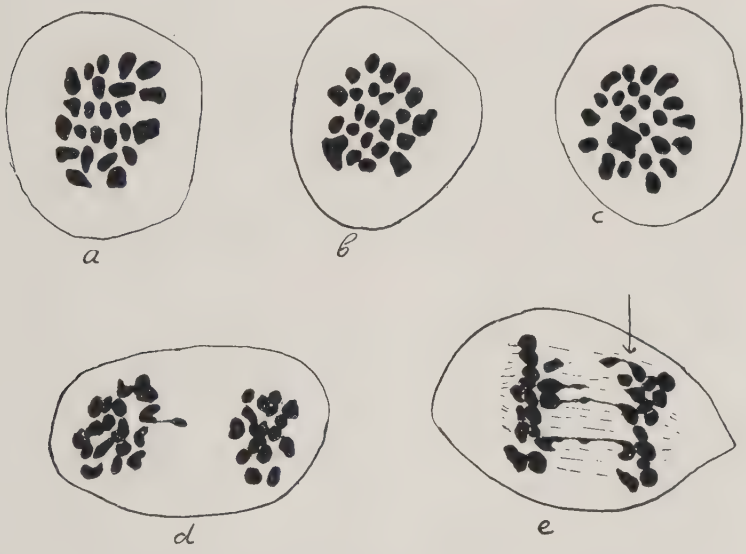


Fig. 22. — Méiose de la lignée A 24-21 F_{12}. — *a*, MI (24_{II}). — *b*, MI ($21_{II} + 2_{III}$). — *c*, MI ($22_{II} + 1_{IV}$). — *d*, fin d'anaphase I. — *e*, anaphase I avec formation de ponts; en haut de la figure, disjonction d'un trivalent.

Lignée A 24-21 F_{12}

Cette lignée assez homogène comporte des types grands, à feuilles sessiles très développées, larges; les fleurs sont roses, à limbe pentagonal.

Nous avons étudié la méiose du porte-graines. En MI, les 24II sont régulièrement disposés en plaque, les plus gros généralement vers la périphérie, les plus petits vers le centre (fig. 22 *a*). Quelques plaques avec 21II + 2III et 22II + 1IV ont été trouvées. Sur la figure 22 *b*, les deux trivalents de forme plus ou moins triangulaire sont situés vers la périphérie; sur la figure 22 *c*, un gros tétravalent est disposé au milieu de la plaque.

L'examen des MI en vue de profil nous a montré que 10 à 15 p. 100 des cellules présentent certaines anomalies, comme des cas de non-orientation de un ou deux bivalents, de disjonction précoce (vraisemblablement des partenaires de formations polyvalentes) ou de monovalents en dehors du fuseau (cas d'asynapsis).

En AI on rencontre souvent des ponts anaphasiques; la figure 22 *e* montre la disjonction d'un trivalent (indiqué par la flèche), les deux partenaires encore associés se dirigent vers un pôle tandis que le troisième a déjà gagné le pôle opposé. Sur la figure 22 *d*, un chromosome, en fin d'anaphase, emporte un fragment résultant de la rupture d'un pont. L'examen de cent cellules en fin d'anaphase nous a donné le tableau suivant, concernant la fréquence des cellules contenant des fragments :

Nombre de fragments par cellule	Fréquence
0	75
1	18
2	2
3	1
4	1
Chromosomes retardataires	3

Les MII ont généralement vingt-quatre chromosomes, mais nous avons également trouvé des plaques à vingt-trois et vingt-cinq chromosomes. La F_{14}, issue de ce porte-graines, n'a pas encore été mise en culture.

Lignée B 4-33, F_{11}, F_{12} et F_{13}

Ces différentes générations sont assez homogènes et voisines. Types grands (2 mètres), à feuilles très développées, assez larges. Fleurs roses, à limbe légèrement étoilé.

En F_{11} et F_{12}, nous avons trouvé constamment des plaques hétérotypiques avec 24II; quelques cas de non-orientation de un ou deux bivalents semblent dus à une déficience du fuseau. Les ponts anaphasiques sont généralement de fins tractus reliant les chromosomes dissociés, le nombre de fragments engendrés par la rupture des ponts est en conséquence faible ainsi que le montre le tableau ci-dessous :

Nombre de fragments par cellule	Fréquence
0	80
1	8
2	6
3	0
Chromosomes retardataires	6

En F_{13}, la microsporogénèse est plus régulière, on ne rencontre pas de bivalents en dehors du plan équatorial, ni de retardataires en AI; par contre, 10 p. 100 des MI présentent des cas de disjonction précoce ou de paires asynaptiques.

Lignée B 4-28

Les générations F_9, F_{10}, F_{11} et F_{13} de cette lignée présentent des caractères voisins : hauteur moyenne, port dressé, vingt feuilles sessiles presque elliptiques, pointues à pointe souvent déviée. Nervation à 65 ou 70°. Fleurs roses. Inflorescence pas très serrée. Caractères du type *Brasiliensis*.

En F_{14} apparaissent des caractères différents : port retombant, vingt feuilles elliptiques étroites, pointues, nervation à 45°. Inflorescence plus serrée, fleurs rose vif. Caractères du type *Virginica*.

Nous avons fait l'étude cytologique de cette dernière génération; 24II sont régulièrement présents en MI (fig. 23 *a*) ; aux anaphases, on rencontre cependant de nombreux ponts, certaines cellules en contiennent trois, quatre et parfois six d'aspect différent; la formation de ces ponts résulte très vraisemblablement d'un accouplement imparfait entre chromosomes non complètement régularisés dans leur arrangement interne; des conditions internes ou externes peuvent également influencer les relations synaptiques des chromosomes au cours des stades prophasiques, déterminant ainsi une conjonction incomplète des chromosomes; on peut penser qu'en dehors de

l'homologie des éléments en appariement, la formation de ponts peut être conditionnée par le métabolisme du génotype; autrement dit, moins celui-ci paraît « équilibré » (cas d'hybridité), moins il est en état d'éliminer ou de neutraliser l'influence nuisible de certains facteurs entravant les rapports synaptiques des chromosomes et, par là, la migration terminale des chiasmata des éléments appariés; les chromosomes ayant des chiasmata intermédiaires immobilisés, forment, en se dissociant, des ponts dont une des conséquences est la production de fragments.

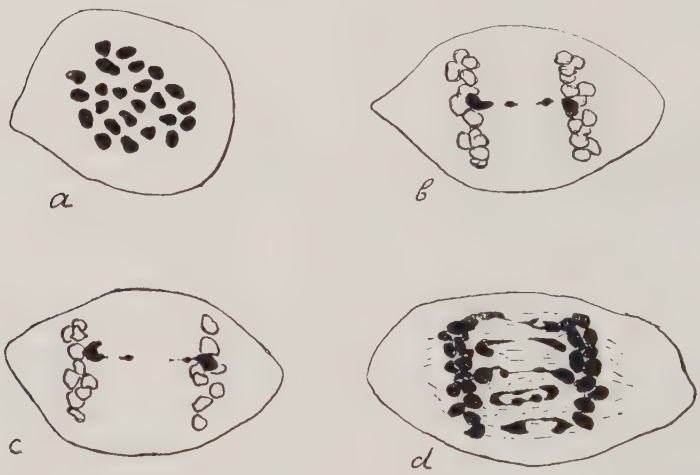


Fig. 23. — Méiose de la lignée B 4-28 F_{14}. — *a*, MI (24II). — *b*, *c*, fins d'anaphases I (en *b*, deux fragments dans le cytoplasme; en *c*, un des fragments est entraîné vers un pôle). — *d*, anaphase I avec ponts d'aspects divers.

La figure 23 *d* représente six ponts d'aspect différent; les chromosomes ainsi séparés, bien que retardés dans leur mouvement, arrivent à rejoindre le groupe des autres chromosomes, de sorte que la distribution en MII reste toujours 24 + 24. Les fragments ne sont toujours pas expulsés dans le cytoplasme; ils peuvent être entraînés dans les noyaux-fils lorsqu'un fin tractus les unit encore aux chromosomes. Sur la figure 23 *b*, il y a formation d'un pont qui s'est rompu pour donner deux fragments qui resteront dans le cytoplasme; sur la figure 23 *c*, le même type de pont apparaît, mais l'un des

fragments garde son lien avec le chromosome qui l'entraîne vers le pôle cinétique.

Le tableau suivant donne la fréquence des cellules contenant des fragments au stade fin d'anaphase I :

Nombre de fragments par cellule	Fréquence
0	77
1	16
2	6
3	1
4	0

Etant donnée la présence d'un pourcentage élevé de cellules (23 p. 100) présentant des fragments, on peut déduire que le caryotype de cet hybride ne semble pas encore suffisamment « équilibré » et qu'il pourrait, en conséquence, présenter une F_{15} encore imparfaitement homogène.

Lignée B 35-32 (pl. VII *b*)

Les F_{10} et F_{11} sont encore imparfaitement homogènes; elles présentent cependant un certain nombre de caractères communs : feuilles vert foncé à port horizontal, dix-sept feuilles longuement pétiolées, à pétiole entièrement nu; limbe cordiforme, en gouttière, ses deux moitiés naissant à des hauteurs différentes sur le pétiole. Nervation à 45°. Inflorescence serrée; fleurs pourpres à limbe étoilé. Capsule ovale à calice dépassant.

Etude du comportement méiotique de la F_{10} (porte-graines). — La méiose est plus irrégulière que dans la lignée précédente (B 4-28 F_{14}). On retrouve le phénomène de passage ou de migration de chromosomes d'une cellule à l'autre comme dans le cas de la lignée 134 F_3; il en résulte des plaques MI avec nombre supérieur ou inférieur à vingt-quatre chromosomes; par exemple (fig. 24 *a*), un des bivalents de la plaque, en vue polaire, est passé dans la cellule voisine, la cloison séparatrice s'étant formée tardivement. Cette cellule contient ainsi vingt-trois bivalents au lieu de vingt-quatre; si elle évolue normalement, elle pourra donner des gamètes à vingt-trois chromosomes et des types monosomiques se formeraient ainsi en F_{11} (23 + 24). La plupart des cellules soumises à ce phénomène de caryomixie semblent cependant avorter,

La figure 24 *b* représente une MI normale où un des bivalents de petite taille présente une disjonction précoce; dans bien des cas, on peut même remarquer une asynapsis totale pour cette paire de petits chromosomes. 80 p. 100 des cellules présentent des MI à conformation régulière (24II); 7 p. 100 ont un bivalent dont les partenaires se disjoignent précocement et dans 13 p. 100 des cas une paire de chromosomes restent inappariés. La figure 24 *c* représente les deux mono-

FIG. 24. — Méiose de la lignée B 35-32 F_{10}. — *a*, MI avec 23II, le vingt-quatrième ayant émigré dans la cellule voisine. — *b*, MI avec 24II dont un en disjonction précoce. — En *c*, deux chromosomes monovalents appartenant à une paire asynaptique, en dehors du plan équatorial.

valents d'une paire asynaptique situés en dehors du plan équatorial; dans d'autres cas, on peut les retrouver près du plan, accrochés à d'autres bivalents.

La fréquence des cellules montrant des fragments au stade fin d'anaphase I est donnée dans le tableau suivant :

Nombre de fragments par cellule	Fréquence
0	64
1	25
2	9
3	1
4	1

On voit que 36 p. 100 des cellules présentent des fragments. La chiasmatypie est donc beaucoup plus irrégulière que celle de la lignée précédente, par suite probablement de dissemblances plus profondes dans la structure des chromosomes appariés et de l'état du génotype sans doute moins équilibré dans son ensemble.

Toutes les lignées examinées dans ce chapitre ont un phénotype qui les situe dans l'espèce *N. Tabacum;* des différences morphologiques s'observent cependant entre elles; certaines associent un ensemble de caractères qui les rapprochent de la sous-espèce *Virginica,* comme par exemple les lignées B 4-28 F_{14} et A 24-19 F_{13}, ou de la sous-espèce *Brasiliensis* comme la lignée B 4-28 en F_9, F_{10}, F_{11} et F_{13}; d'autres ont des caractères nouveaux : fleurs blanches chez la lignée A 26-26 F_7, pétiole développé et entièrement nu chez la lignée B 35-32 F_{10} et F_{11}. Ces lignées ont donc une grande importance évolutive, soit parce qu'elles représentent la reconstitution par voie expérimentale des formes de tabacs cultivés, soit parce qu'elles constituent de nouveaux types que l'on pourrait qualifier de sous-espèces nouvelles. L'étude de leur microsporogénèse nous a révélé l'existence chez toutes d'un caryotype à quarante-huit chromosomes, mais encore insuffisamment équilibré chez la plupart des hybrides examinés, où des anomalies ont pu être signalées, telles que la formation de ponts anaphasiques et de fragments, la disjonction précoce d'une paire de chromosomes, l'inappariement (asynapsis) de certaines paires, la présence en MI de chromosomes trivalents et tétravalents, la distribution souvent inégale des chromosomes vers les pôles.

Une lignée encore jeune, qu'elle soit d'apparence homogène ou hétérogène, présente donc à la fois des pieds où la méiose s'effectue régulièrement et d'autres où les anomalies abondent. Sa stabilisation est étroitement conditionnée par le choix du porte-graines qui est laissé à l'intuition du généticiste dans le cas où celui-ci n'utilise aucun moyen de contrôle cytologique.

VII. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les recherches effectuées chez les parents, la F_1, la F_2, la F_3, et dans les différentes lignées issues du croisement interspécifique *N. Tabacum* L. (var. *purpurea*) × *N.Sylvestris* Speg et Comes, ont abouti à un certain nombre de résultats qui nous permettent de faire ressortir les faits suivants :

A. — Du point de vue caryologique

1° L'étude des noyaux somatiques de *N. Tabacum* et de *N. Sylvestris* nous a montré chez ces deux espèces une structure et un mode d'évolution étroitement comparables et révélé, en outre, la présence de granulations chromatiques Feulgen-positives fixées sur le nucléole, qui semblent être les satellites des sat-chromosomes.

2° L'étude des modalités de la prophase méiotique de *N. Tabacum* et de *N. Sylvestris* semble indiquer chez ces deux espèces la présence d'un spirème continu au cours des premiers stades (leptotène, pachytène). Les paires parasynaptiques (pachynemata) sont probablement unies bout à bout et la fragmentation du spirème ne s'effectue qu'au stade de la « seconde contraction ».

3° L'examen des rapports synaptiques des chromosomes parentaux, à la méiose de la F_1, semble confirmer l'existence d'une allosyndèse complète entre la garniture chromosomique de *N. Sylvestris* (n = 12) avec un stock de douze chromosomes de *N. Tabacum* et indique une affinité partielle entre certains monovalents d'une part, et entre monovalents et bivalents d'autre part; l'étude statistique de ces rapports nous fait suggérer que le nombre de base du genre *Nicotiana* serait n = 6. L'étude de l'ensemble de la méiose de la F_1 nous a montré diverses autres particularités que les auteurs précédents n'avaient pas prises en considération.

B. — Du point de vue cytogénétique

1° La F_1 du croisement *N. Tabacum* × *N. Sylvestris* n'est pas auto-stérile; elle peut donner quelques graines viables et l'examen cytologique confirme l'obtention de descendants directs en montrant la production de quelques gamètes fonctionnels avec nombre chromosomique voisin de vingt-trois (gamètes du type *Tabacum*) ou de douze (gamètes du type *Sylvestris*).

2° La ségrégation phénotypique, ainsi que le degré de fertilité des divers types, examinés en F_2, sont en étroite corrélation avec leur composition chromosomique et leur comportement méiotique. Les hybrides relativement plus fertiles, et ressemblant au parent *Tabacum*, résultent de la fusion de gamètes ayant un nombre de chromosomes voisin de vingt-trois, formant un caryotype avec un nombre élevé de bivalents en MI; le comportement méiotique de ces types entraîne un partage relativement régulier des chromosomes qui aboutit à la formation d'un grand nombre de gamètes fonctionnels à vingt-trois et vingt-quatre chromosomes. Certains types en F_2 ressemblent étroitement à *N. Sylvestris*, ils dérivent de la fusion de gamètes du type *Sylvestris* et manifestent une tendance au retour à la forme parentale, ils sont très fertiles. Les types à caractères plus ou moins intermédiaires, avec un degré de fertilité très faible, dérivent de la fusion de gamètes avec nombre chromosomique également voisin de vingt-trois, mais dont certains chromosomes sont de nature di et trihomologue, ce qui amène la formation en F_2 de plaques métaphasiques (MI) montrant des groupements divers (mono-bi-tri et tétravalents) dont le comportement ultérieur entraîne un grand nombre d'irrégularités; on signale chez ces types une très faible production de gamètes fonctionnels à vingt-trois et vingt-quatre chromosomes.

Diverses autres formes aberrantes et entièrement stériles ont été trouvées en F_2; elles montrent dans leurs racines un nombre chromosomique voisin de quarante; déséquilibrées chromosomiquement, ces formes sont vouées à la disparition totale.

3° L'obtention en F_3 de types avec $2n = 48$ et $2n = 24$ chromosomes montre qu'il est possible d'envisager, dès cette génération, le rétablissement chez les hybrides de la formule

chromosomique du type *Tabacum* ou *Sylvestris*. Les caractères morphologiques des hybrides à 2 n = 24 chromosomes se rapprochent étroitement de ceux du parent *N. Sylvestris;* il n'en est pas ainsi pour les types ayant quarante-huit chromosomes ou un nombre très voisin; ces derniers associent un certain nombre de caractères intermédiaires ou nouveaux; l'examen de leur méiose montre conjointement certaines particularités qui trahissent la nature hétérozygote de leurs génomes : ponts chromosomiques, fragments fonctionnels ou passifs, extrusions, présence de formations trivalentes et tétravalentes, cas d'asynapsis (non-appariement), de disjonction précoce, cas de polyploïdie, de caryomixie.

4° La présence chez toutes les lignées examinées de 2 n = 48 chromosomes montre qu'il est possible d'arriver, par une sélection individuelle des pieds, au cours des différentes générations, à stabiliser la formule chromosomique du type *Tabacum;* ces nouveaux hybrides, appartenant à des lignées phénotypiquement plus ou moins homogènes, dérivent d'une régularisation progressive des rapports synaptiques des chromosomes appartenant à des types analogues à ceux examinés en F_2. Bien que l'on rencontre un certain nombre d'irrégularités chez les hybrides, la stabilisation d'une lignée, à partir, par exemple, des F_{10}, F_{11} ou F_{12}, peut être obtenue facilement en procédant au choix d'un porte-graines approprié dont l'examen préalable du comportement méiotique exclut toute possibilité de ségrégation chromosomique.

5° L'étude de ce croisement précise les affinités des génomes parentaux, *N. Tabacum* et *N. Sylvestris*. La façon dont se comportent les chromosomes bivalents résultant d'une allosyndèse en F_1, le comportement méiotique ultérieur des divers caryotypes en F_2 et F_3, et l'obtention par ce processus de nouvelles formes de *N. Tabacum* (dont certaines ressemblent étroitement aux sous-espèces existantes *N. Virginica* et *N. Brasiliensis*), nous font suggérer que la plupart des formes de tabac cultivé ont pour ancêtre probable le type *N. Purpurea* dont la garniture chromosomique aurait subi diverses modifications, après croisement par *N. Sylvestris* (modifications structurales par échange de segments avec les chromosomes de *Sylvestris,* substitution, pertes ou fusions de segments chromatiques, créant de nouveaux types de chromosomes).

6° Ce croisement constitue une source créatrice de nombreuses et nouvelles combinaisons chromosomiques, les unes

instables (cas de monosomie, polysomie, hypoploïdie, hyperploïdie), les autres stables, par l'obtention possible de formules à 13II (formes *Sylvestris*), à 23 et 25II (formes *Tabacum*) par exemple. La sélection naturelle, d'une part, et la sélection par l'homme d'autre part, ce dernier se souciant d'obtenir des résultats génétiques tangibles (types fertiles et apparemment équilibrés), ont progressivement écarté toutes ces formes nouvelles et expliquent pourquoi toutes les lignées examinées ont quarante-huit chromosomes; les expériences génétiques effectuées à l'Institut de Bergerac ont, en effet, été menées dans le seul but d'obtenir rapidement des génotypes stables présentant un certain nombre de particularités utilitaires (création de variétés nouvelles de tabacs industriels).

7° L'étude cytologique de ce croisement montre combien peut se révéler fructueuse l'utilisation des données cytologiques dans l'étude génétique d'un croisement interspécifique. La cytologie nous a permis en effet :

a) D'expliquer l'origine d'un hybride et la composition des gamètes qui lui ont donné naissance;

b) De formuler, d'après le comportement méiotique, les causes de stérilité ou de fertilité de l'hybride;

c) D'étudier les rapports synaptiques des chromosomes, leur mode de distribution, et de prévoir, par là, les combinaisons chromosomiques possibles chez les descendants, parmi lesquelles certaines peuvent être considérées comme étant relativement plus stables;

d) De prévoir approximativement, d'après le mode de synapsis et la valence des chromosomes, le sens de la variabilité phénotypique d'un hybride et, par là, les chances d'obtention de nouvelles formes;

e) D'éviter le choix, dans les lignées, des porte-graines ayant une méiose irrégulière (par exemple, cas d'asynapsis) et par conséquent tendance à donner une descendance hétérogène.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Aase (H.-C.). — Voir Gaines (E.-F.) et Aase (H.-C.).

Anastasia (G.-E.). — Le varieta tipiche della *Nicotiana Tabacum* L. *Bull. Tecn. Scafati*, 1907.

Arutiunian (N.). — Voir Kostoff (D.) et Arutiunian (N.).

Avery (A.-G.). — Voir Blakeslee (A.-F.) et Avery (A.-G.).

Avery (P.). — Chromosome number and morphology in *Nicotiana*. IV. The nature and effects of chromosomal irregularities in *N. alata* var. *grandiflora*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1929, **11**, *265-284*.

Avery (P.). — Voir Goodspeed (T.-H.) et Avery (P.).

Babcock (E.-B.) et Emsweller (S.-L.). — Meiosis in certain interspecific hybrids in *Crepis* and its bearing on Taxonomic relationship. *Univ. Calif. Publ. Agric. Sc.*, 1936, **6**, *325-368*.

Badhuri (P.-N.). — Root-tip smear technique and the differential staining of the nucleolus. *Journ. Roy. Microsc. Soc.*, 1938, **58**, *120-124*.

Bartolucci (A.). — Le phénomène de la polyploïdie et le Tabac. Première note ; L'usage de la colchicine et de la centrifugation des graines pour transformer les hybrides stériles en hybrides fertiles. *Bolletino dei Tabacchi*, 1939, n° 3.

Bauer (H.). — Die Feulgensche Nuklealfärbung in ihrer Anwendung auf cytologische Untersuchungen. *Zeitschr. Zellforsch. u. Mikr. Anat.*, 1932, **15**, *225-247*.

Beer (R.). — Studies in spore development. II. On the structure and division of the nuclei in *Compositae*. *Ann. of Bot.*, 1912, **26**, *705-726*.

Belling (J.). — Crossing over and gene rearrangement in flowering plants. *Genetics*, 1933, **18**, *388-413*.

Bergner (D.) et Blakeslee (A.-F.). — Arrangement of chromosomes ends in *Datura discolor*. *The Amer. Naturalist*, 1935, **69**, *56*.

Bhatia (G.-S.). — Cytology and genetic of some indian wheats. II. The cytology of some indian wheats. *Ann. of Bot.*, 1938, N. S., **2**, *335-371*.

Blakeslee (A.-F.) et Avery (A.-G.). — Methods of inducing doubling

of chromosomes in plants. *Journ. of Hered.*, 1937, **28**, *393-411.*

Blakeslee (A.-F.). — Voir Bergner (D.) et Blakeslee (A.-F.), Cleland (R.-E.) et Blakeslee (A.-F.).

Bœuf (F.). — Les bases scientifiques de l'amélioration des plantes. Paris, 1936, P. Lechevalier édit.

Brieger (F.). — Uber Artkreuzungen in der gattung *Nicotiana*. V. *Intern. Kong. f. Vererb. Berlin*, 1928, **1**, *485-495.*

Brieger (F.). — Uber der Vermehrung der Chromosomenzahl bei dem Bastard *Nicotiana tabacum* L. × *N. Rusbyi* Britt. *Zeitschr. Indukt. Abstam. u. Vererb.*, 1930, **47**, *1-53.*

Brieger (F.) — Genetic analysis of the cross between self-fertile *N. Langsdorfii* and the self-sterile *N. Sanderae*. *Genetics*, 1935, **30**, *79-100.*

Camara (A.). — Contribuiçao ao estudo do nucléolo. *Revista Agronómica (Lisboa)*, 1935, **23**, *133-153.*

Camara (A.). — Estudo preliminar de variaçóes cromosomicas induzidas pela centrifugaçáo. *Revista Agronómica (Lisboa)*, 1936, **24**, *331-347.*

Camara (A.). — Eléments pour l'étude de la fragmentation chromosomique. *Revista Agronómica (Lisboa)*, 1936, **24**, *1-6.*

Camara (A.). — Efeitos do calor sóbre a microsporogenèse do *Secale Cereale*. *Scientia Genetica*, 1939, **1**, *86-102.*

Casperson (T.) et Schultz (J.). — Nucleic acid metabolism of the chromosomes in relation to gene reproduction. *Nature*, 1938, **142**, *294-295.*

Chipman (R.-H.) et Goodspeed (T.-H.). — Inheritance in *Nicotiana Tabacum*. VIII. Cytological features of *Purpurea* haploid. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1927, **11**, *141-158.*

Chipman (R.-H.). — Voir Goodspeed (T.-H.), Clausen (R.-E.) et Chipman (R.-H.).

Chizaki (J.). — Another new haploid plant in *Triticum monococcum*. *Bot. Mag. Tokyo*, 1934, **48**, *621-628.*

Christoff (M.). — Zytologische studien über die Gattung *Nicotiana*. *Sofia Univ. Agron.*, 1925, **13**, *37-86* (in Ruttle, 1928).

Christoff (M.). — Cytological studies in the genus *Nicotiana*. *Genetics*, 1928, **13**, *233-277.*

Clausen (R.-E.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. VII. The cytology of hybrids of the synthetic species, *Digluta* with its parents, *Glutinosa* and *Tabacum*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1928, **11**, *177-211.*

Clausen (R.-E.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. XIII. Further data as to origin and constitution of *Nicotiana Tabacum*. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 1932, **26**, *123-136.*

Clausen (R.-E.). — *Nicotiana*. *Proc. Sixth Intern. Congr. of Genet.*, 1932, **2**, *313-317.*

Clausen (R.-E.) et Goodspeed (T.-H.). — Inheritance in *Nicotiana*

Tabacum. VII. The monosomic character, « fluted ». *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1926, **11**, *61-82*.

Clausen (R.-E.) et Goodspeed (T.-H.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. III. The monosomic *Tabacum* « corrugated », from the *Sylvestris-Tabacum* hybrid. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1926, **11**, *83-101*.

Clausen (R.-E.) et Lammerts (W.-E.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. X. Haploid and diploid merogeny. *The Amer. Naturalist*, 1929, **63**, *279-282*.

Clausen (R.-E.) et Mann (M.-C.). — Inheritance in *Nicotiana Tabacum*. V. The occurence of haploid plants in interspecific progenies. *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S. A.*, 1924, **10**, *121-124*.

Clausen (R.-E.). — Voir Goodspeed (T.-H.) et Clausen (R.-E.), et Goodspeed (T.-H.), Clausen (R.-E.) et Chipman (R.-H.).

Cleland (R.-E.) et Blakeslee (A.-F.). — Segmental interchange, the basis of chromosomal attachments in *Oenothera*. *Cytologia*, 1931, **2**, *175-233*.

Comes (O.). — Monographie du genre *Nicotiana* comprenant le classement botanique des tabacs industriels. *Atti Ist. Sc. Nat. Napoli*, 1899, sér. 5, vol. **1**.

Comes (O.). — Dello razze dei tabacchi filogenesi, qualita ed uso. *Atti Ist. Sc. Napoli*, 1905, sér. 5, vol. **57**.

Cuénot (L.). — L'espèce. Paris, 1936, Doin édit.

Dangeard (P.). — Les chromocentres du noyau et leurs relations avec les nucléoles. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, **117**, *375-376*.

Dangeard (P.). — Sur le bourgeonnement des nucléoles observé chez le *Lathraea Clandestina* et chez quelques plantes à prochromosomes. *C. R. Acad. Sc.*, 1934, **198**, *1627-1629*.

Dangeard (P.). — Sur la structure et l'évolution des noyaux à chromocentres. *C. R. Acad. Sc.*, 1934, **199**, *1444-1446*.

Dangeard (P.). — Recherches sur la structure des noyaux chez quelques Angiospermes. *Le Botaniste*, 1937, **28**, *291-400*.

Dangeard (P.). — Sur la numération des chromosomes dans le noyau quiescent ou interphasique. *C. R. Acad. Sc.*, 1938, **206**, *1752*.

Dangeard (P.). — L'action des fixateurs sur les noyaux euchromocentriques. *C. R. Acad. Sc.*, 1941, **212**, *173-175*.

Dangeard (P.). — Sur les différences de taille entre chromosomes appartenant à différents tissus dans la plantule de Pin maritime. *C. R. Soc. Biol.*, 1941, **135**, *581-583*.

Dansereau (P.). — Voir Simonet (M.) et Dansereau (P.).

Darlington (C.-D.). — Recent advances in Cytology. Second ed., London, 1937, Churchill Ltd. edit.

Darlington (C.-D.) et La Cour (L.). — Differential reactivity of the chromosomes. *Ann. of Bot.*, 1938, N. S., **2**, *615-625*.

Darlington (C.-D.) et Thomas (P.-T.). — The breakdown of cell

division in a *Festuca-Lolium* derivative. *Ann. of Bot.*, 1937, N. S., **1**, *747-762.*

Dobzhansky (Th.). — Studies on hybrid sterility. I. Spermatogenesis in pure and hybrid *Drosophila Pseudo-obscura*. *Zeitschr. Zellforsch. u. Mikr. Anat.*, 1934, **21**, *169-223.*

Doutreligne (J.). — Les divers types de structure nucléaire et de mitose somatique chez les Phanérogames. *La Cellule*, 1939, **48**, *191-212.*

Dufrénoy (J.). — Modifications pathologiques du métabolisme cellulaire chez les tabacs. *Ann. des Epiphyties*, 1932, **5**, *259-316.*

Dufrénoy (J.). — Comparative metabolism of the cells of various chromosomal types of *Nicotiana Tabacum*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1935, **18**, *1-22.*

Dufrénoy (J.) et Dusseau (M[lle] A.). — Connexions nucléaires entre cellules voisines. *Rev. Cytol. et Cytophys. végétales*, 1938, **3**, *173-180.*

Dufrénoy (J.), Gisquet (P.) et Vezian (M.). — Introduction à la Génétique du Tabac. Mémorial S. E. I. T. A., Paris, 1937, série B, **1**, *1-155.*

Dusseau (M[lle] A.). — Etude cytologique d'un hybride de deux *Triticum vulgare* Host, à phénotype *T. durum* Desf. *Cytologia*, 1934, **5**, *491-497.*

Dusseau (M[lle] A.) et Fardy (A.). — A propos du croisement interspécifique *Nicotiana Tabacum* L. var. *purpurea* Anast. (n = 24) × *N. Sylvestris* Speg et Comes (n = 12). *C. R. Acad. Sc.*, 1940, **211**, *410-412.*

Dusseau (M[lle] A.). — Voir Dufrénoy (J.) et Dusseau (M[lle] A.), Gisquet (P.), Dufrénoy (J.) et Dusseau (M[lle] A.), Gisquet (P.), Dusseau (M[lle] A.) et Hitier (H.).

East (E.-M.). — The genetics of the genus *Nicotiana*. *Bibliographia Genetica*, 1928, **4**, *243-320.*

East (E.-M.). — Studies on self-sterility. IX. The behavior of crosses between self-sterile and self-fertile plants. *Genetics*, 1932, **17**, *175-202.*

East (E.-M.). — The behavior of a triploid in *Nicotiana Tabacum*. *Amer. Journ. Bot.*, 1933, **20**, *269-289.*

East (E.-M.). — The effect of homozygous genes for self-sterility. *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S. A.*, 1933, **19**, *841-845.*

East (E.-M.). — Genetic reactions in *Nicotiana*. I. Compatibility. *Genetics*, 1935, **20**, *403-413.*

East (E.-M.). — Genetic reactions in *Nicotiana*. II. Phenotypic reaction patterns. *Genetics*, 1935, **20**, *414-442.*

East (E.-M.). — Genetic reactions in *Nicotiana*. III. Dominance. *Genetics*, 1935, **20**, *443-451.*

Eichhorn (A.). — Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes et les Gymnospermes. *Arch. de Bot.*, 1931, **5**, *1-100.*

Eichhorn (A.). — Numération chromosomique et évolution nucléaire chez deux *Tetrastigma* (Ampelidacées). *C. R. Acad. Sc.*, 1938, **206**, *1266-1268*.

Eichhorn (A.) et Franquet (R.). — A propos de la réaction nucléale de Feulgen. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, **117**, *326-328*.

Ellerton (S.). — The origin and geographical distribution of *Triticum Sphaerococcum* Perc. and its cytogenetical behaviour in crosses with *T. Vulgare*. VIII. *Journ. of Genet.*, 1939, **38**, *307-324*.

Ellerton (S.). — Voir Stebbins (L.-G.) et Ellerton (S.).

Elvers (I.).— Interspecific hybridization in *Nicotiana*. XIV. The Cytology of F_1 *Glutinosa* × *Tomentosa*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1934, **17**, *341-354*.

Emsweller (S.-L.). — Voir Babcock (E.-B.) et Emsweller (S.-L.).

Fardy (A.). — Etude de la mitose et dénombrement chromosomique chez *Atropa Baetica* Willk. *Bull. Muséum Nat. Paris*, 1940, **12**, *132-136*.

Fardy (A.). — L'évolution des noyaux somatiques de *Nicotiana Tabacum* L. et *N. Sylvestris* Speg et Comes, et les rapports entre nucléole et chromosomes à satellites. *C. R. Soc. Biol.*, 1941, **135**, *587-589*.

Fardy (A.). — Voir Dusseau (M^{lle} A.) et Fardy (A.).

Farmer (J.-B.). — Telosynapsis and parasynapsis. *Ann. of Bot.*, 1921, **26**, *623-624*.

Fernandès (A.). — Les satellites chez *Narcissus reflexus* Brot. et *N. triandrus* L. I. Les satellites des métaphases somatiques. *Boletim da Soc. Broteriana*, 1935, **10**, *1-33*.

Fernandès (A.). — Les satellites chez les Narcisses. II. Les satellites pendant la mitose. *Boletim da Soc. Broteriana*, 1936, **11**, *87-146*.

Fernandès (A.). — Sur l'origine du *Narcissus Jonquilloides* Willk. *Scientia Genetica*, 1939, **1**, *16-61*.

Fernandès (A.). — Sur le comportement d'un chromosome surnuméraire pendant la mitose. *Scientia Genetica*, 1939, **1**, *141-167*.

Fernavsky (M.-F.). — Ergebnisse der Versuche, Künstliche Mutationen bei einengen *Solanaceae* zu erhalten. *Genetica*, 1936, **17**, *499-545*.

Franquet (R.). — Voir Eichhorn (A.) et Franquet (R.).

Frolova (S.-L.). — Structure and form of the salivary gland chromosome in *Drosophila*. *Biol. Zhurn.*, 1937, **6**, *645-664*.

Gaines (E.-F.) et Aase (H.-C.). — A haploid wheat plant. *Amer. Journ. Bot.*, 1926, **13**, *373-385*.

Gaiser (L.-O.). — Chromosome numbers in Angiosperms. *Bibliographia Genetica*, 1930, **6**, *171-466;* 1930, **12**, *161-260* et 1933 **10**, *105-250*.

Gates (R.-R.). — Meiosis and crossing-over. *Journ. of Hered.*, 1924, **15**, *237-240*.

Gates (R.-R.). — Presidential address. I. Nuclear structure. *Journ. Roy. Microsc. Soc.*, 1932, **52**, *1-19*.

Gates (R.-R.). — The structure of the chromosome. *Journ. Roy. Microsc. Soc.*, 1938, **58**, *97-111.*

Gates (R.-R.) et Latter (J.). — Observations on the pollen development of two species of *Lathraea*. *Journ. Roy. Microsc. Soc.*, 1927, **47**, *209-225.*

Gates (R.-R.) et Rees (E.-M.). — A cytological study of pollen in *Lactuca*. *Ann. of Bot.*, 1921, **35**, *365-398.*

Gates (R.-R.) et Sheffield (F.-M.-L.). — Megaspore development in *Oenothera rubricalyx* with a Note on chromosomal linkage in *Oenothera augustissima*. *Proc. Roy. Soc.*, 1929, B, **105**, *499-516.*

Gautheret (R.). — Voir Guilliermond (A.) et Gautheret (R.).

Gavaudan (P.). — Sur les adhérences de la chromatine thymonucléique à l'appareil nucléolaire dans les noyaux somatiques et dans les noyaux des microsporocytes chez *Scilla peruviana*. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **121**, *1072-1074.*

Gavaudan (P.). — Sur le devenir du nucléole pendant la caryocinèse et sur ses rapports généraux avec la chromatine thymonucléique. *C. R. Acad. Sc.*, 1937, **204**, *287.*

Gavaudan (P.) et Pelletier (M.). — Sur deux nouveaux cas d'adhérence de la chromatine thymonucléique au nucléole dans les noyaux d'*Aesculus Hippocastanum* et *Helleborus foetidus*. *C. R. Soc. Biol.*, 1936, **121**, *1329-1332.*

Gazet du Chatelier (G.). — Sur des particularités cytologiques des Sterculiacées. *Rev. Cytol. et Cytophys. végétales*, 1939, **4**, *1-79.*

Geitler (L.). — Ueber das wachstum von Chromozentrenkernen und zweierlei heterochromatin bei blütenpflanzen. *Zeitschr. Zellforsch. u. Mikr. Anat.*, 1938, **28**, *133-153.*

Geitler (L.). — Das Heterochromatin der Geschlechtschromosomen bei Heteropteren. *Chromosoma*, 1939, **1**, *197-229.*

Gershenson (S.-M.). — Voir Muller (H.-J.) et Gershenson (S.-M.).

Ghimpu (V.). — Recherches cytologiques sur les genres *Hordeum*, *Acacia*, *Medicago*, *Vitis* et *Quercus*. *Arch. d'Anat. Micr.*, 1930, **26**, *135-234.*

Gisquet (P.). — Mémorial des Manufactures de l'Etat, 1924, **5**, *434.*

Gisquet (P.), Dufrénoy (J.) et Dusseau (M^lle^ A.). — Introduction à l'étude d'hybrides interspécifiques de *Nicotiana*. *Rev. Cytol. et Cytophys. végétales*, 1939, **4**, *86-91.*

Gisquet (P.), Dufrénoy (J.) et Dusseau (M^lle^ A.). — Hybrides interspécifiques de *Nicotiana*. *Scientia Genetica* (sous presse).

Gisquet (P.), Dusseau (M^lle^ A.) et Hitier (H.). — Premier hybride stabilisé en une variété nouvelle, issu du croisement *Nicotiana Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris*. *C. R. Acad. Sc.*, 1939, **209**, *356.*

Gisquet (P.). — Voir Dufrénoy (J.), Gisquet (P.) et Vezian (M.).

Goodspeed (T.-H.). — A preliminary note on the cytology of *Nicotiana* species and hybrids. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 1923, **17**, *472-478.*

Goodspeed (T.-H.). — Inheritance in *Nicotiana Tabacum*. IX. Mutations following treatment with X-rays and radium. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1930, **11**, *285-298*.

Goodspeed (T.-H.). — Occurence of triploid and tetraploid individuals in X-ray progenies of *Nicotiana Tabacum*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1930, **11**, *299-308*.

Goodspeed (T.-H.). — Chromosome number and morphology in *Nicotiana*. VI. Chromosome number of forty species. *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S. A.*, 1933, **19**, *649-653*.

Goodspeed (T.-H.). — *Nicotiana* phylesis in the light of chromosome number, morphology and behavior. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1934, **17**, *369-398*.

Goodspeed (T.-H.). et Avery (P.). — The cytogenetics of fourteen types derived from a single X-rayed sex cell of *Nicotiana Tabacum*. *Journ. of Genet.*, 1934, **29**, *327-353*.

Goodspeed (T.-H.) et Avery (P.). — Trisomic and other types in *Nicotiana Sylvestris*. *Journ. of Genet.*, 1939, **38**, *382-458*.

Goodspeed (T.-H.) et Clausen (R.-E.). — Variation of flower size in *Nicotiana*. *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S. A.*, 1915, **1**, *333-338*.

Goodspeed (T.-H.) et Clausen (R.-E.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. I. On the results of backcrossing the F_1 *Sylvestris-Tabacum* hybrids to *Sylvestris*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1922, **11**, *1-30*.

Goodspeed (T.-H.) et Clausen (R.-E.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. V. Cytological features of two F_1 hybrids made with *Nicotiana Bigelovii* as a parent. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1927, **11**, *117-125*.

Goodspeed (T.-H.) et Clausen (R.-E.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. VI. Cytological features of *Sylvestris-Tabacum* hybrids. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1927, **11**, *127-140*.

Goodspeed (T.-H.) et Clausen (R.-E.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. VIII. The *Sylvestris-Tomentosa-Tabacum* hybrid triangle and its bearing on the origin of *Tabacum*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1928, **11**, *245-256*.

Goodspeed (T.-H.), Clausen (R.-E.) et Chipman (R.-H.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. IV. Some cytological features of the *Paniculata-Rustica* hybrid and its derivatives. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1926, **11**, *103-115*.

Goodspeed (T.-H.) et Olson (A.-R.). — The production of variation in *Nicotiana* species by X-rays treatment of sex cells. *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S. A.*, 1928, **14**, *68-69*.

Goodspeed (T.-H.). — Voir Chipman (R.-H.) et Goodspeed (T.-H.), et Clausen (R.-E.) et Goodspeed (T.-H.).

Greenleaf (W.). — Induction of polyploidy in *Nicotiana*. *Science*, 1937, **86**, *565-566*.

Guilliermond (A.) et Gautheret (R.). — Contribution à l'étude de

la structure du noyau dans les cellules végétales : noyaux à réticulum chromatique et noyaux à prochromosomes. *Rev. Cytol. et Cytophys. végétales,* 1937, **2,** *354-375.*

Guilliermond (A.), Mangenot (G.) et Plantefol (L.). — Traité de Cytologie végétale. Paris, 1933, Le François édit.

Heitz (E.). — Heterochromatin, Chromocentren, Chromomeren. *Ber. d. Deuts. Bot. Gesells,* 1929, **47,** *274-284.*

Heitz (E.). — Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grosse pflanzlicher Nukleolen. *Planta,* 1931, **12,** *775-844.*

Heitz (E.). — Nukleolen und chromosomen in der Gattung *Vicia. Planta,* 1931, **15,** *495-505.*

Heitz (E). — Ueber (α) und (β) Heterochromatin sowie Konstanz und Bau der chromomeren bei *Drosophila. Biol. Centralblatt,* 1934, **54,** *588-609.*

Heitz (E.). — Chromosomenstruktur und Gene. *Zeitschr. ind. Abst. Vererbgsl.,* 1935, **70,** *402-447.*

Heitz (E.). — Die Nukleal-Quetschmethode. *Ber. d. Deuts. Bot. Gesells.,* 1936, **53,** *870-878.*

Hillary (B.-B.). — Use of the Feulgen reaction in cytology. I. Effect of fixatives on the reaction. *Bot. Gaz.,* 1939, **101,** *276-300.*

Hitier (H.). —Voir Gisquet (P.), Dusseau (M[lle] A.) et Hitier (H.).

Humphrey (L.-M.). — The meiotic divisions of haploid, diploid and tetraploid tomatoes with special reference to the prophase. *Cytologia,* 1934, **5,** *278-298.*

Janssens (F.-A.). — La théorie de la chiasmatypie. Nouvelle interprétation des cinèses de maturation. *La Cellule,* 1909, **25,** *388-411.*

Janssens (F.-A.). — La chiasmatypie dans les insectes. *La Cellule,* 1924, **34,** *135-359.*

Katayama (J.). — Voir Kihara (H.) et Katayama (J.).

Kaufmann (B.-P.). — Interchange between (X) and (Y) chromosomes in attached (X) females of *Drosophila melanogaster. Proc. Nat. Acad. Sc.,* 1933, **19,** *830-838.*

Kaufmann (B.-P.). — Nucleolus-organizing regions in salivary gland chromosomes of *Drosophila melanogaster. Zeitschr. Zellforsch. u. Mikr. Anat.,* 1938, **28,** *1-11.*

Kendall (J.). — An aberrant *Nicotiana* with 91 chromosomes. *Amer. Journ. Bot.,* 1931, **18,** *114-115.*

Kendall (J.). — Voir Kostoff (D.) et Kendall (J.).

Kihara (H.) et Katayama (J.). — Reifungsteilung bei dem haploiden *Triticum monococcum. Agricult. and Horticult.,* 1933, **8,** *1-17* (in Kostoff, 1938).

Kostoff (D.). — Ontogeny, genetics and cytology of *Nicotiana* hybrids. *Genetica,* 1930, **12,** *33-139.*

Kostoff (D.). — A fertile triple hybrid *Nicotiana Tabacum* × *Nico-*

tiana Sylvestris × *Nicotiana Rusbyi*. Preliminary report. *Amer. Journ. Bot.*, 1931, **18,** *112-113.*

Kostoff (D.). — Cytogenetic studies of the triple fertile hybrid *Nicotiana Tabacum* × (*N. Sylvestris* × *N. Rusbyi*). — *N. triplex*. *Bull. Appl. Bot. Genet. Plant. Breed.*, 1933, sér. II, **5,** *167-205.*

Kostoff (D.). — Crossing over in *Nicotiana* species hybrids. *Cytologia*, 1934, **5,** *373-379.*

Kostoff (D.). — A haploid plant of *Nicotiana Sylvestris*. *Nature*, 1934, **141,** *949-950.*

Kostoff (D.). — Studies in polyploid plants. VIII. Chromosome conjugation in the haploids and its genetical significance. *C. R. Acad. Sc. U. R. S. S.*, 1935, **1,** *331-332.*

Kostoff (D.). — Conjugation between morphologically different chromosomes in *Nicotiana* species hybrids. *C. R. Acad. Sc. U. R. S. S.*, 1935, **1,** *559-560.*

Kostoff (D.). — Studies on the polyploid plants. X. On the so called « constancy » of the amphidiploid plants. *C. R. Acad. Sc. U. R. S. S.*, 1935, **1,** *656-657.*

Kostoff (D.). — Irregular mitosis and meiosis induced by acenaphtene. *Nature*, 1938, **141,** *1144-1145.*

Kostoff (D.). — Heterochromatin at the distal ends of the chromosomes in *Triticum monococcum*. *Nature*, 1938, **141,** *690-691.*

Kostoff (D.). — The most probable place of location of the genes in the chromonemata. *Nature*, 1938, **141,** *749.*

Kostoff (D.). — Differentiation of heterochromatic regions during meiosis. *Nature*, 1938, **142,** *577-578.*

Kostoff (D.). — Directed hereditable variations conditionned by euploid chromosome alterations in higher plants. *Nature*, 1938, **142,** *1117-1118.*

Kostoff (D.). — A contribution to the chromosome structure and behaviour. *La Cellule*, 1938, **47,** *220-225.*

Kostoff (D.). — Studies on polyploid plants. XXI. Cytogenetic behaviour of the allopolyploid hybrids *Nicotiana glauca* Grah. × *Nicotiana Langsdorfii* Weinm. and their evolutionary significance. *Journ. of Genet.*, 1938, **37,** *129-209.*

Kostoff (D.). — Further studies upon the chromosome structure and behaviour. *La Cellule*, 1939, **48,** *179-186.*

Kostoff (D.). — Contenu en nicotine et en acide citrique dans la lignée de l'hybride allopolyploïde *N. Rustica* L. × *N. Glauca* Grah. *C. R. Acad. Sc. U. R. S. S.*, 1939, **22,** n° 3.

Kostoff (D.). — Quelques indices cytogénétiques pour l'application de l'hybridation interspécifique dans l'élevage de formes de tabac désirables. *Le Tabac*, Romé, 1939, **4,** *40-42.*

Kostoff (D.). — Studies on atypical growth in plants from a cytogenetic point of wiew. *Journ. of Genet.*, 1940, **39,** *469-484* .

Kostoff (D.) et Arutiunian (N.). — Heterochromatic (inert) regions

in the chromosomes of *Crepis Capillaris. Nature,* 1938, **141,** *514-515.*

Kostoff (D.) et Axamitnaja (I.). — Studies on polyploid plants. VII. Chemical analysis of F_1 hybrids and their amphidiploids. *C. R. Acad. Sc. U. R. S. S.,* 1935, **1,** *328-329.*

Kostoff (D.) et Axamitnaja (I.). — Studies on polyploid plants. IX. Chemical analysis of diploid and their autotetraploid plants. *C. R. Acad. Sc. U. R. S. S.,* 1935, **2,** *295-297.*

Kostoff (D.) et Kendall (J.). — Plant tumours and Polyploidy. *Archiv. Mikrobiologie,* 1933, **4,** *487.*

Kostoff (D.) et Radjably (I.). — Studies on polyploid plants. IV. Cytological studies on *Nicotiana rustica-paniculata* polyploid hybrids. *C. R. Acad. Sc. U. R. S. S.,* 1935, **1,** *115-128.*

La Cour (L.). — Improvements in plant cytological technique. *Bot. Rev.,* 1937, **3,** *241.*

La Cour (L.). — Voir Darlington (C.-D.) et La Cour (L.).

Lammerts (W.-E.). — Interspecific hydridization in *Nicotiana.* IX. Further studies of the cytology of the backcross progenies of the *Paniculata* × *Rustica* hybrid. *Genetics,* 1929, **14,** *286-304.*

Lammerts (W.-E.). — Interspecific hydridization in *Nicotiana.* XII. The amphidiploid *rustica* × *paniculata* hybrid; its origin and cytogenetic behaviour. *Genetics,* 1931, **16,** *191-211.*

Lammerts (W.-E.). — The *Nicotiana rustica-paniculata* amphidiploid derivatives. *Cytologia,* 1932, **4,** *46-51.*

Lammerts (W.-E.). — An experimentally produced secondary polyploid in the genus *Nicotiana. Cytologia,* 1932, **4,** *38-45.*

Lammerts (W.-E.). — Inheritance of monosomics in *Nicotiana Rustica. Genetics,* 1932, **17,***689-696.*

Lammerts (W.-E.). — Derivative types obtained by back-crossing *Nicotiana rustica-paniculata* to *N. paniculata. Journ. of Genet.,* 1934, **29,** *355-366.*

Lammerts (W.-E.) — On the nature of chromosome association in *Nicotiana Tabacum* haploids. *Cytologia,* 1934, **6,** *38-50.*

Lammerts (W.-E.). — Voir Clausen (R.-E.) et Lammerts (W.-E.).

Langeron (M.). — Précis de Microscopie. Paris, 1934, Masson édit.

Latter (J.). — The pollen development of *Lathyrus odoratus. Ann. of Bot.,* 1926, **40,** *278-313.*

Latter (J.). — The meiotic divisions in the pollen mother cells of *Malva Sylvestris. Ann. of Bot.,* 1932, **46,** *1-10.*

Latter (J.). — Voir Gates (R.-R.) et Latter (J.).

Lawrence (W.-J.-C.). — The secondary association of chromosomes. *Cytologia,* 1931, **2,** *352-384.*

Mac Clintock (B.). — The relation of a particular chromosomal element to the development of the nucleoli in *Zea Mays. Zeitschr. Zellforsch. u. Mikr. Anat.,* 1934, **21,** *294-328.*

Mangenot (G.). — Voir Guilliermond (A.), Mangenot (G.) et Plantefol (L.).

Mann (M.-C.). — Voir Clausen (R.-E.) et Mann (M.-C.).

Martens (P.). — Nouvelles recherches sur la cinèse dans la cellule vivante. *La Cellule,* 1929, **39,** *171-215.*

Muller (H.-J.) et Gershenson (S.-M.). — Inert regions of chromosomes as the temporary products of individual genes. *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S. A.,* 1935, **21,** *69-75.*

Nandi (H.-K.). — The chromosome morphology, secondary association and origin of cultivated rice. *Journ. of Genet.,* 1936, **33,** *315-336.*

Navashin (M.). — Ueber die Veränderung von Zahl und Form der chromosomen infolge der hybridization. *Zeitschr. f. Zellforsch. Mikr. Anat.,* 1927, **6,** *195-233.*

Navashin (M.). — Chromosome alterations caused by hybridization and their bearing upon certain general genetic problems. *Cytologia,* 1934, **5,** *169-203.*

Noguti (Y.), Okuma (K.) et Oka (H.). — Studies on the polyploidy in *Nicotiana* induced by the treatment with colchicine. I. General observations on the tetraploid of *Nicotiana Rustica* and *N. Tabacum. Jap. Journ. Bot.,* 1939, **10,** *318.*

Northen (H.-T.). — Studies of nuclear structure in vegetative and reproductive cells of *Nicotiana Sylvestris* (n, 2 n and 4 n). *Amer. Journ. Bot.,* 1937, **24,** *90-95.*

Oka (H.). — Voir Noguti (Y.), Okuma (K.) et Oka (H.).

Okuma (K.). — Voir Noguti (Y.), Okuma (K.) et Oka (H.).

Olmo (H.-P.). — Prophase association in triploid *Nicotiana Tabacum. Cytologia,* 1934, **5,** *417-431.*

Olmo (H.-P.). — Genetical studies of monosomic types of *Nicotiana Tabacum. Genetics,* 1935, **20,** *226-300.*

Olmo (H.-P.). — Cytological studies of monosomic and derivative types of *Nicotiana Tabacum. Cytologia,* 1936, **7,** *143-159.*

Olson (A.-R.). — Voir Goodspeed (T.-H.) et Olson (A.-R.).

Pelletier (M.). — Voir Gavaudan (P.) et Pelletier (M.).

Philp (J.). — Voir Sansome (F.-W.) et Philp (J.), et Upcott (M.) et Philp (J.).

Plantefol (L.). — Voir Guilliermond (A.), Mangenot (G.) et Plantefol (L.).

Poole (C.-F.). — Constant species hybrids. *The Amer. Naturalist,* 1933, **67,** *1-3.*

Povglotchko (P.-A.). — Causes of sterility in winter-grown plants of *Nicotiana Tabacum. C. R. Acad. Sc. U. R. S. S.,* 1937, **16,** *224-226.*

Prokofieva (A.). — The structure of the chromocenter. *Cytologia,* 1935, **4,** *438-443.*

Radjably (I.). — Voir Kostoff (D.) et Radjably (I.).

Rees (E.-M.). — Voir Gates (R.-R.) et Rees (E.-M.).

Richardson (M.). — Meiosis in *Crepis.* I. Pachytene association and

chiasma behaviour in *Crepis Capillaris* L. Wallz. and *C. tectorum*. *Journ. of Genet.*, 1935, **31**, *101-117*.

Ruttle (M.-L.). — Chromosome number and morphology in *Nicotiana*. I. The somatic chromosomes and non-disjunction in *N. alata* var. *grandiflora*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1927, **11**, *159-176*.

Ruttle (M.-L.). — Chromosome number and morphology in *Nicotiana*. II. Diploidy and partial diploidy in root tips of *Tabacum* haploids. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1928, **11**, *213-232*.

Rybin (V.-A.). — Polyploid hybrids of *Nicotiana Tabacum* L. × *Nicotiana Rustica* L. *Bull. Appl. Bot.*, 1927, **17**, *235-240* (in Ruttle, 1928).

Sansome (F.-W.) et Philp (J.). — Recent advances in plant genetics. London, 1932, Churchill edit.

Sarana (M.-O.). — Polygenom hybrid *N. Glauca* × *N. Tabacum* and *N. Tabacum* × *N. Glauca*. *Bull. des Tabacs* (publié en russe), Krasnodar, 1939, n° 139.

Schultz (J.). — Voir Casperson (T.) et Schultz (J.).

Selim (A.-G.). — A cytological study of *Oryza sativa* L. *Cytologia*, 1930, **2**, *1-26*.

Senjaninova (M.). — Das Verhalten des Nukleolus und der Trabanten während der somatischen Mitosen und der Reifeteilung bei *Ranunculus acris* L. *Zeitschr. Zellforsch. u. Mikr. Anat.*, 1926, **3**, *416-430*.

Setchell (W.-A.). — Studies in *Nicotiana* L. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1912, **5**, *1-86*.

Sharp (L.-W.). — Introduction to Cytology. 3rd edit., New-York and London, 1934, Mc Graw-Hill Book Company.

Sheffield (F.-M.-L.). — Cytological studies of certain meiotic stages in *Oenothera*. *Ann. of Bot.*, 1927, **41**, *779-816*.

Sheffield (F.-M.-L.). — Voir Gates (R.-R.) et Sheffield (F.-M.-L.).

Simonet (M.). — Recherches cytologiques et génétiques chez les *Iris*. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, 1932, **66**, *255-444*.

Simonet (M.). — Nouvelles recherches cytologiques et génétiques chez les *Iris*. *Ann. des Sc. Nat. (Bot.)*, 1934, 10e sér., **16**, *229-383*.

Simonet (M.). — Un nouveau cas de dédoublement chromosomique chez un hybride d'*Iris pogocyclus, I. Ricardii* Hort. var. *Leverrier* Hort. × *I. Iberica* Hoffm. *C. R. Acad. Sc.*, 1937, **204**, *894*.

Simonet (M.). — Etude caryologique de quelques espèces de *Cistus*. *C. R. Acad. Sc.*, 1937, **205**, *1090*.

Simonet (M.) et Dansereau (P.). — Sur plusieurs mutations tétraploïdes de *Petunia* apparues après traitement à la colchicine. *C. R. Acad. Sc.*, 1938, **206**, *1832*.

Simonet (M.) et Dansereau (P.). — Sur la méiose des deux hybrides de *Cistus, C.* × *hybridus* Pourr. et *C.* × *rodiei* Verg. var. *antipolitensis* Dans. *C. R. Acad. Sc.*, 1939, **208**, *1526*.

Sinoto (Y.). — On chromosome behaviour and sex determination in *Rumex acetosa* L. *Bot. Mag. Tokyo*, 1924, **38**, *153-161*.

Smith (F.-H.). — The relation of the satellites to the nucleolus in *Galtonia Candicans*. *Amer. Journ. Bot.*, 1933, **20**, *188-195*.

Smith (H.-H.). — The induction of polyploidy in *Nicotiana* species and species hybrids by treatment with colchicine. *Journ. of Hered.*, 1939, **30**, *290-306*.

Stebbins (L.-G.) et Ellerton (S.). — Structural hybridity in *Paeonia californica* and *P. Brownii*. *Journ. of Genet.*, 1939, **38**, *1-36*.

Szakien (B.). — Prophase méiotique dans l'*Equisetum Silvaticum* et l'*Equisetum Palustre*. *La Cellule*, 1936, **45**, *15-26*.

Ternowsky (M.-F.). — Hybrides amphidiploïdes *Nicotiana Tabacum* × *N. Sylvestris*. *Bull. des Tabacs* (publié en russe), Krasnodar, 1939, n° 139.

Thomas (P.-T.). — Voir Darlington (C.-D.) et Thomas (P.-T.).

Upcott (M.) et Philp (J.). — The genetic structure of *Tulipa*. IV. Balance, selection and fertility. *Journ. of Genet.*, 1939, **38**, *91-123*.

Van Camp (G.-M.). — Le rôle du nucléole dans la caryocinèse somatique *(Clivia Miniata)*. *La Cellule*, 1924, **34**, *1-50*.

Vezian (M.). — Voir Dufrénoy (J.), Gisquet (P.) et Vezian (M.).

Warmke (H.-E.) et Blakeslee (A.-F.). — Induction of simple and multiple polyploidy in *Nicotiana* by colchicine treatment. *Journ. of Hered.*, 1939, **30**, *419-432*.

Watkins (A.-E.). — Genetic and cytological studies in wheat. II. *Journ. of Genet.*, 1925, **15**, *323-366* (in Webber, 1930).

Webber (M.). — Chromosome number and morphology in *Nicotiana*. V. The character of tetraploid areas in chromosomal chimeras of *N. Sylvestris* Speg et Comes. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1930, **11**, *355-366*.

Webber (J.-M.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. XI. The cytology of a sesquidiploid hybrid between *Tabacum* and *Sylvestris*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1930, **11**, *319-354*.

Whitaker (T.-W.). — Fragmentation in *Tradescantia*. *Amer. Journ. Bot.*, 1936, **23**, *517-519*.

Wilson (E.-B.). — The cell in development and heredity. 3rd edit., New-York, 1928, Macmillan.

Winge (Ö). — On the origine of constant species hybrids. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 1932, **26**, *107-122*.

Yu Chih-Chen. — Recherches sur quelques problèmes de la caryocinèse des Angiospermes. *Actual. Scient. et Indust. (Cytol. et Cytophys. Végét.)*, n° 728, Paris, 1938, Hermann & Cie édit.

Zirkle (C.). — Nucleoli of the root tip and cambium of *Pinus Strobus*. *Cytologia*, 1931, **2**, *85-105*.

Zukov (N.). — Sesquidiploid *Nicotiana rustica* × *N. Tabacum*

and the inheritance of nicotine, anabasine and citric acid in crosses with *N. Glauca*. *Bull. des Tabacs* (publié en russe, résumé en anglais), Krasnodar, 1939, n° 139, p. 222.

Zukov (N.). — *Nicotiana rustica* L. haploids. *Bull. des Tabacs* (publié en russe), Krasnodar, 1939, n° 139, p. 231.

Zukov (N.). — *Nicotiana rustica* × *N. alata* hybrids. *Bull. des Tabacs* (publié en russe), Krasnodar, 1939, n° 139, p. 244.

ERRATA

Page 60, dernier alinéa, 7e ligne, *au lieu de :* une gamète, *lisez :* un gamète.

Page 75, dernier alinéa (Etude cytologique), 3e ligne, *au lieu de :* M_I, *lisez :* M_{II}.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

AVANT-PROPOS 7

INTRODUCTION 9

I. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES 13
A. — *Matériel* 13
B. — *Techniques* 16

II. — ETUDE CARYOLOGIQUE COMPARÉE DES PARENTS *Nicotiana Tabacum* L. (var. *purpurea*) ET *N. Sylvestris* Speg et Comes 21
A. — *Le noyau somatique* 21
B. — *La méiose* 27

III.— ETUDE DE LA F_1 *Nicotiana Tabacum* × *N. Sylvestris* 40
Etude cytologique 41
A. — Mitose somatique 41
B. — Méiose 41
Discussion et interprétation des particularités cytologiques de la F_1 55

IV. — LA SÉGRÉGATION PHÉNOTYPIQUE ET CHROMOSOMIQUE EN F_2. 58
Examen cytologique de quelques types voisins du parent Tabacum 58
A. — Hybrides partiellement fertiles choisis comme porte-graines 58
B. — Hybrides relativement moins fertiles que les précédents 63
Examen cytologique d'un type voisin de N. Sylvestris. 67
Considérations sur la F_2 69

V. — ETUDE CYTOLOGIQUE DE QUELQUES HYBRIDES EN F_3 71
Lignée 400 $F_3/1$ 71
Lignée 134 $F_3/1$ 72
Lignée 200 $F_3/1$ 75
Lignée 56 F_3 77
Considérations sur la F_3 79

Pages

VI. — Etude de quelques lignées stabilisées ou en voie de stabilisation 80
Lignée A 26-26 F_7 80
Lignée A 24-19 F_{13} 81
Lignée A 24-21 F_{12} 81
Lignée B 4-33, F_{11}, F_{12} et F_{13} 82
Lignée B 4-28, F_9, F_{10}, F_{11}, F_{13} et F_{14} 83
Lignée B 35-32, F_{10} et F_{11} 85

VII. — Résumé et conclusions 89
A. — Du point de vue caryologique 89
B. — Du point de vue cytogénétique 90

Index bibliographique 93

Bordeaux. — Imp. E. Drouillard, place de la Victoire, 3.

PLANCHES

PLANCHE I

Smears acéto-carmin des cellules-mères des grains de pollen de *N. Tabacum* (var. *purpurea*) et *N. Sylvestris*.

a, cellule-mère de *N. Tabacum*, M_I avec 24II.

b, cellules-mères de *N. Tabacum*, M_{II} et tétrades.

c, M_{II} de *N. Sylvestris* (n = 12).

d, M_{II} et tétrades de *N. Sylvestris*.

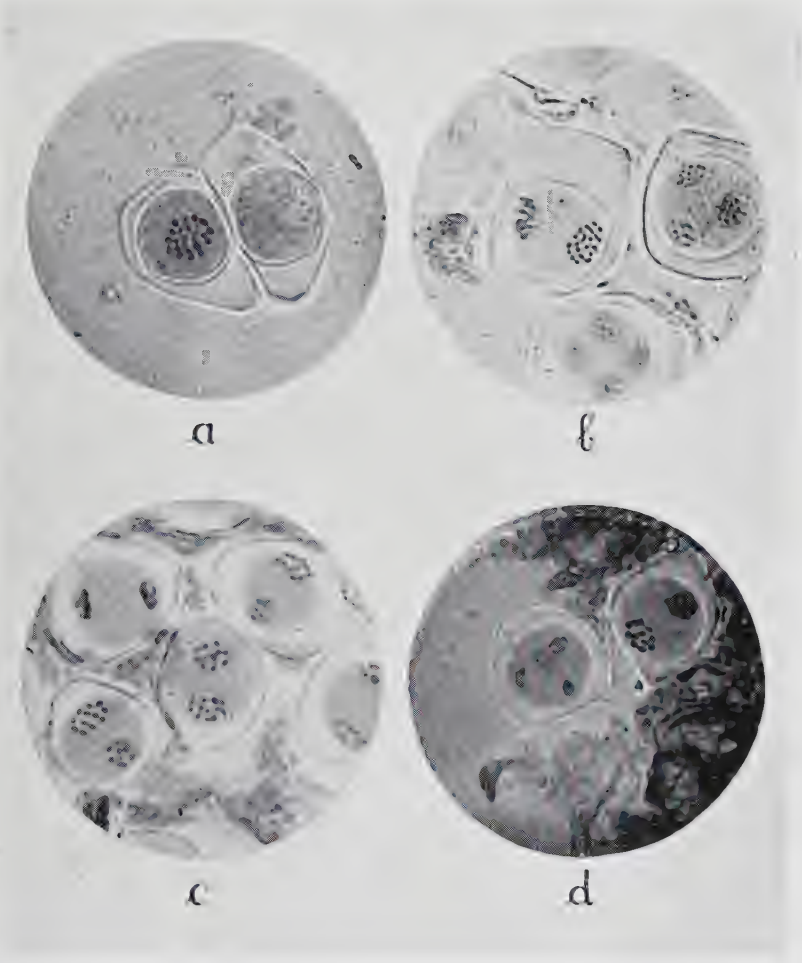


Planche I

PLANCHE II

a, *Nicotiana Sylvestris*.

b, *Nicotiana Sylvestris* à gauche, *N. Tabacum* (var. *purpurea*) à droite.

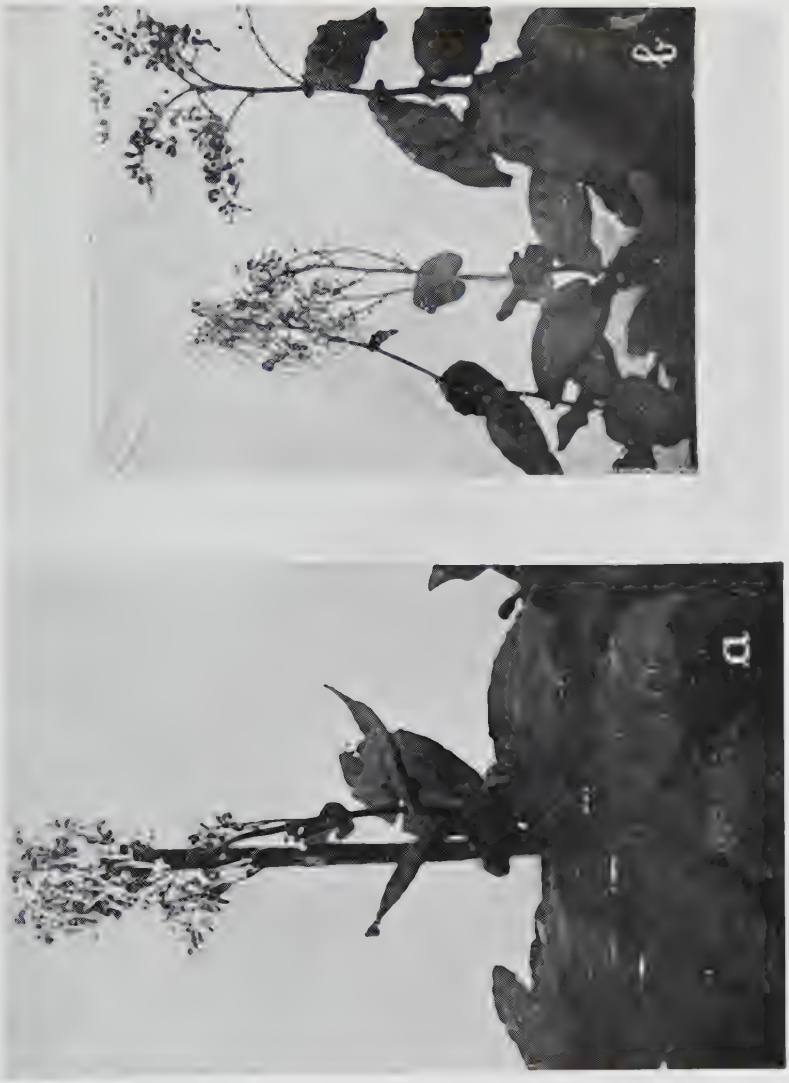


Planche II

PLANCHE III

a, fleur de *N. Tabacum* (var. *purpurea*).
b, fleur de *N. Sylvestris*.

Planche III

PLANCHE IV

a, fleur de F_1 *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris*.

b, feuilles de *N. Tabacum* (var. *purpurea*), de *N. Sylvestris* et de la F_1 *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris*.

Planche IV

PLANCHE V

a, divers types de fleurs en F_2 de *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris;* chaque fleur représente une plante.

b, divers types de feuilles en F_2 de *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris;* chacune des feuilles représente une plante.

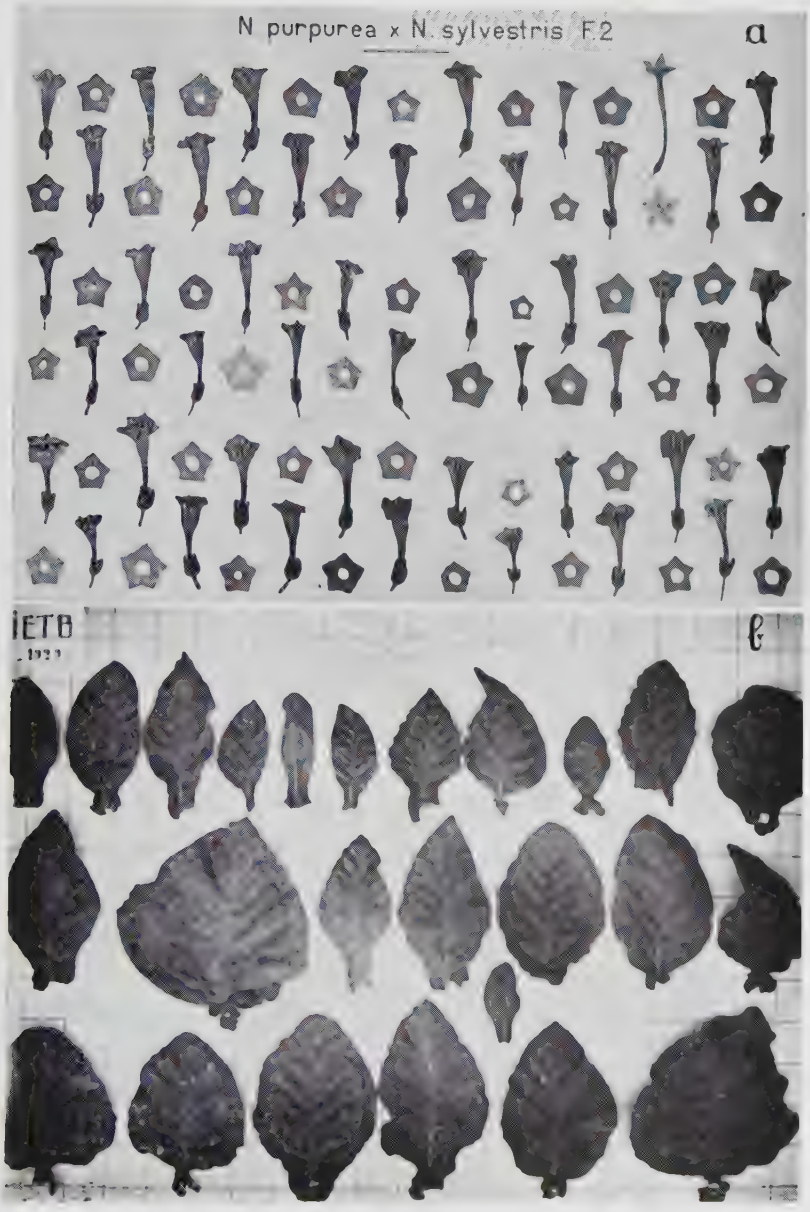


Planche V

PLANCHE VI

a, lignée 400 en F_3 de *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris*.
Porte-graines n° 1.

b, lignée 134 en F_3 de *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris*.
Porte-graines n° 1.

c, lignée 200 en F_3 de *N. Tabacum* (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris*.
Porte-graines n° 1.

Planche VI

PLANCHE VII

N. Tabacum (var. *purpurea*) × *N. Sylvestris.*

a, lignée A 24-19 en F_{14}.
b, lignée B 35-32 en F_{11}.

On remarque sur les photographies les caractères des feuilles nettement différentes de celles des types parentaux et les sacs de gaze destinés à assurer l'autofécondation des porte-graines.

Planche VII

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

LES SOLANÉES

Vu, bon à imprimer :
Bordeaux, le 18 Juin 1941
Le Président,
P. DANGEARD

Vu et approuvé :
Bordeaux, le 19 Juin 1941
Le Doyen,
J. MERCIER

Vu et permis d'imprimer :
Bordeaux, le 23 Juin 1941
Le Recteur de l'Académie,
A. LIRONDELLE